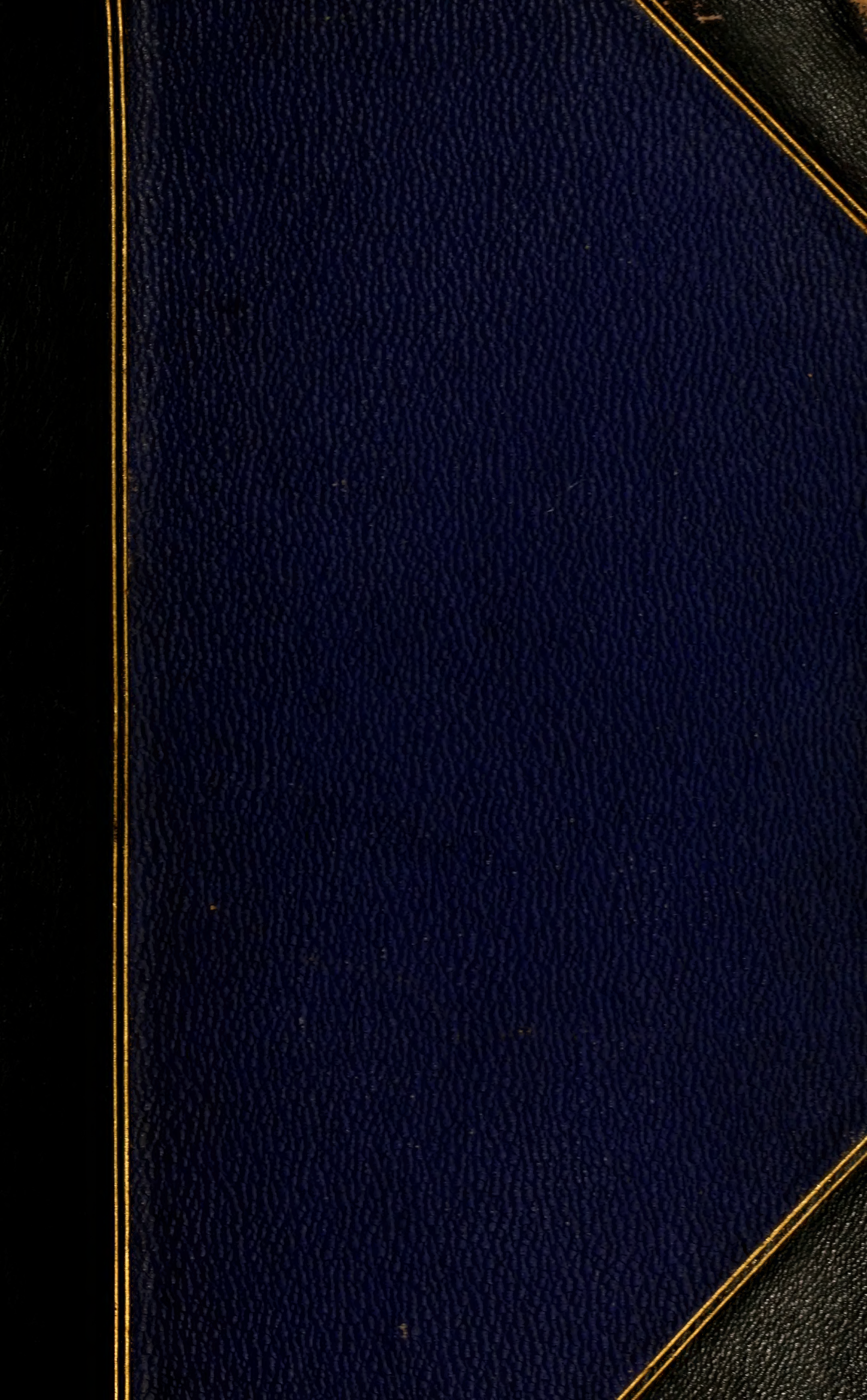
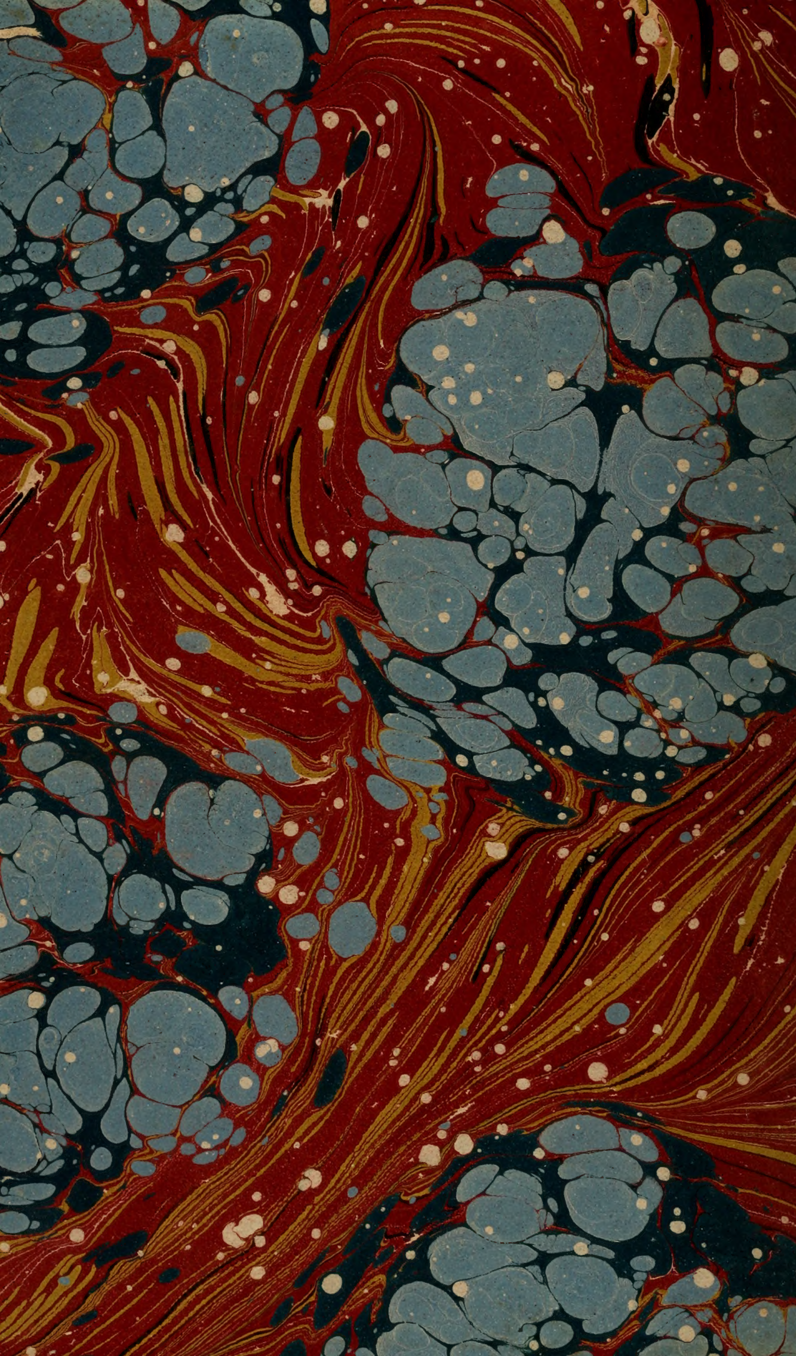
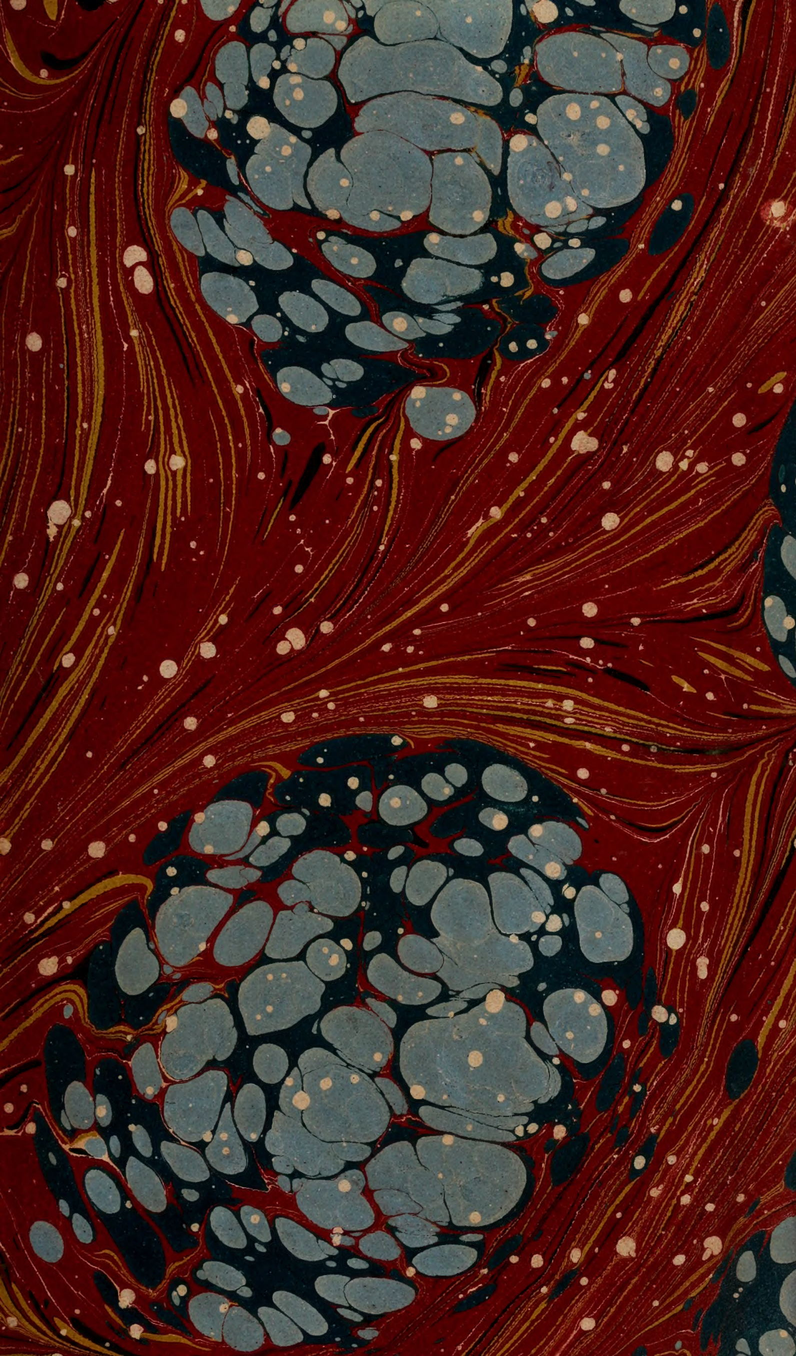
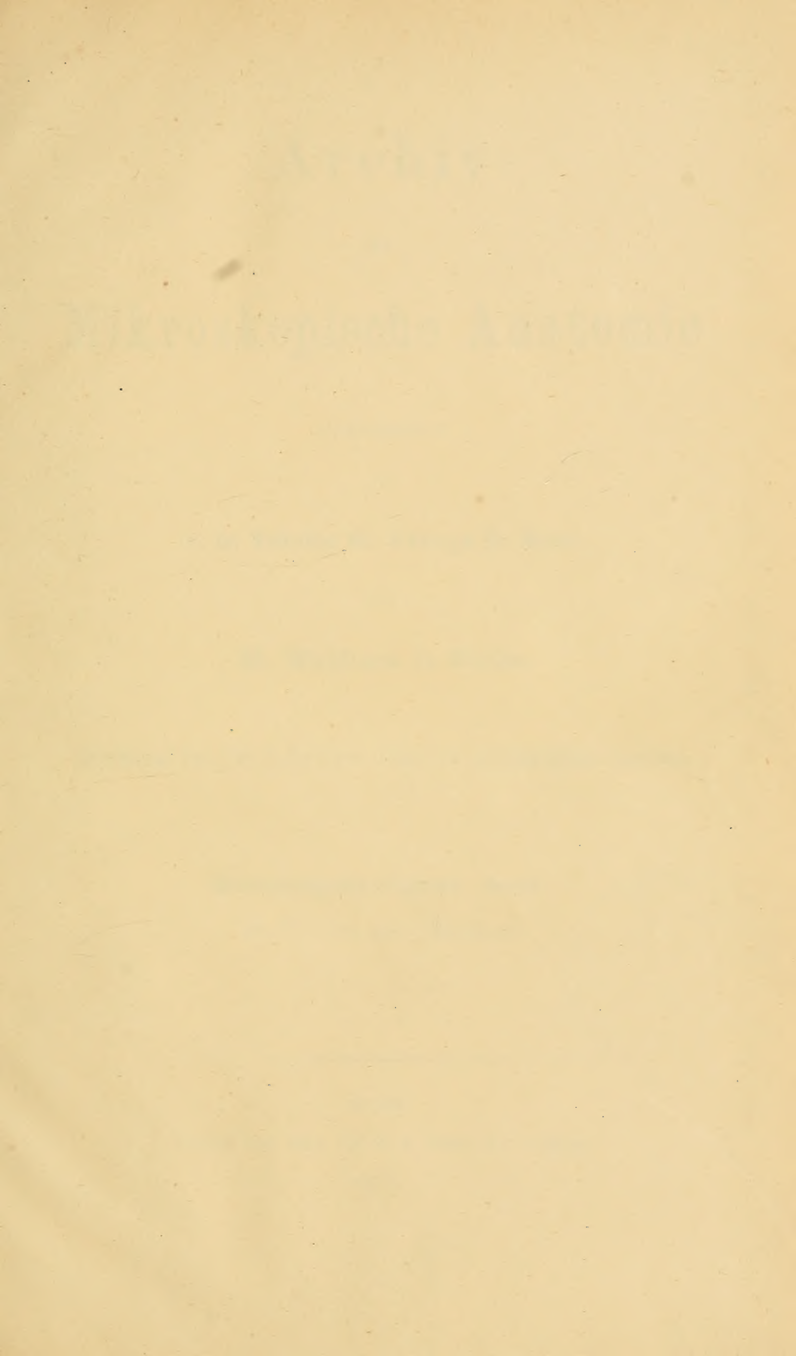












Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

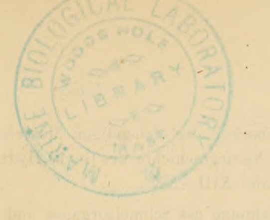
Neunundzwanzigster Band.

Mit 39 Tafeln und 1 Holzschnitt.

Bonn

Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)

1887.



Inhalt.

(Aus dem anatomischen Laboratorium in Bonn.)

Versuche über die Verwandlung der Froschlarven.

Von

Dr. med. et phil. **D. Barfurth**,
Privatdocent und Assistent am anatomischen Institut in Bonn.

I. Anordnung der Versuche.

Die Veranlassung zu den nachfolgend mitgetheilten Untersuchungen gab eine zufällige Beobachtung, die ich im Sommer 1885 machte. Im Mai 1885 hatte ich nämlich 8 Quappen der Rana fusca in einem Cylinderglase isolirt und liess die Thiere zum Zweck von Glycogenstudien[1]) hungern; die Quappen waren gross und kräftig, hatten aber noch keine Spur der Hinterglieder entwickelt. Nach 6 Tagen waren bei den meisten die Hinterglieder und nach 10 Tagen bei allen auch die Vorderglieder ausgebildet, während gleich grosse Genossen, die in einem grösseren Behälter reichlich gefüttert wurden, wie mir schien in der Entwicklung weniger schnell vorgeschritten waren. Da ein irgendwie erheblicher Temperaturunterschied des Wassers in beiden Gefässen nicht vorausgesetzt werden konnte, so lag hier ein physiologisches Paradoxon vor, dessen Klarstellung ich versuchen wollte.

Als Versuchsthier diente in fast allen Fällen Rana fusca R.; nur einige Male habe ich auch Bufo vulgaris und Rana esculenta[2]) verwenden können.

Als Behälter für die Thiere habe ich nur in wenigen Fällen Glaskufen benutzt; ganz unübertrefflich bequem und praktisch er-

1) Vgl. dieses Archiv Bd. 25, p. 259.

2) Ich folge der Leydig'schen Speciesbezeichnung in: Die anuren Batrachier der Deutschen Fauna. Bonn 1877.

wiesen sich für diese Zwecke die von la Valette'schen Fischbrutapparate[1]), deren ich mich zuletzt ausschliesslich bedient habe.

Die von mir benutzten Apparate sind cylindrische Gefässe aus Porzellan. Sie bestehen aus einem Untersatz von 20 cm Tiefe und 30 cm Durchmesser und einem Einsatz von 16 cm Tiefe und 29 cm Durchmesser. Letzterer ist siebartig durchlöchert und kann in den Untersatz hinein- und wieder herausgesetzt werden. Wenn man deshalb für jede Partie der Versuchsthiere zwei Untersätze mit einem Einsatz nimmt, so kann man in bequemster Weise einen Wasserwechsel für die Thiere in folgender Weise vornehmen: Man füllt den freien Untersatz mit Wasser und lässt ihn stehen, bis das Wasser dieselbe Temperatur gewonnen hat, wie das des andern Gefässes, in dem man die Thiere untergebracht hat. Dann hebt man den Einsatz des letzteren Gefässes in die Höhe, lässt das Wasser ablaufen, bis nur noch die zappelnden Thiere zurückbleiben und setzt ihn dann sofort in den nebenstehenden freien Einsatz.

Auf die Herstellung einer möglichst gleichen Temperatur des Wassers in den Gefässen kam bei meinen Versuchen alles an, da die „Proportionalität der Lebensvorgänge mit der Temperatur" (Pflüger)[2]) bei der Verwandlung der Froschlarven in schlagendster Weise hervortritt. Hierbei stiess ich nun aber bald auf sehr grosse Schwierigkeiten. Wenn man vier genau gleich grosse, aus demselben Material bestehende, mit gleich viel Wasser gefüllte Gefässe in gleicher Höhe möglichst nahe bei einander an irgend einer Stelle eines Zimmers aufstelltt, so hat das Wasser in denselben keineswegs dieselbe Temperatur. Auch wenn Fenster und Thüren des Zimmers verschlossen bleiben und die directe Insolation durch Vorhänge und Läden verhindert wird, so beeinflusst doch die grössere Nähe einer äussern, von der Sonne beschienenen, oder einer innern kühleren Wand, eines Fensters oder einer Thür die Temperatur in sehr merkbarer und messbarer Weise. Ferner kommt der Wechsel der Witterung, sonniges und trübes Wetter zur Geltung. Die Temperatur des Wassers ist natürlich abhängig

1) von la Valette St. George, Ein neuer Fischbrutapparat. Dieses Archiv Bd. 21. Auch als Broschüre: Der Fischbrutapparat von Prof. Dr. Frhr. von la Valette St. George. 2. verbesserte Auflage. Bonn 1887.

2) Pflüger, Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflüger's Archiv. 10. Bd. p. 251 (p. 328).

von der Temperatur der Luft und folgt dem Wechsel der letztern; da aber die specifische Wärme des Wassers so gross ist, so hinkt die Temperatur des Wassers der der Luft immer bedeutend nach. Standen also z. B. bei meinen Versuchen vier Gefässe auf den Raum eines Quadratmeters zusammengedrängt, so hatte der eine Platz den Vortheil einer höheren Temperatur, wenn draussen die Wärme schnell zunahm, ein anderer denselben Vortheil, wenn es draussen schnell kühler wurde. Dieser Vortheil der einzelnen Plätze hätte sich durch Anwendung eines Rotationsapparates, der die vier Gefässe trüge, vollständig ausgleichen lassen: da mir aber ein solcher nicht zur Verfügung stand, habe ich eine wenigstens annähernde Ausgleichung dadurch zu erreichen gesucht, dass ich die Gefässe von Tag zu Tag in bestimmter Reihenfolge umsetzte, so dass also die vier Gefässe an vier aufeinander folgenden Tagen alle Plätze einnahmen und alle Vortheile derselben genossen. Die Differenzen mussten sich natürlich um so mehr ausgleichen, je länger der Versuch dauerte, d. h. also, je öfter der Cyclus der Umsetzungen vollendet wurde. Dass trotzdem regelmässige Temperaturmessungen nöthig waren, ist selbstverständlich.

Ueber die Temperaturmessung sei Folgendes bemerkt. Um festzustellen, welche Temperatur den einzelnen Versuchsgefässen und ihrem Inhalt zugekommen sei, habe ich in der Regel in jedem Gefäss Morgens eine genaue Messung vorgenommen, zuweilen auch an einem Tage zwei oder dreimal gemessen. Es ist dabei zu beachten, dass, wenn man grössere Gefässe mit frischem Wasser versieht, wenigstens eine Zeit von 10—12 Stunden erforderlich ist, bis dieses Wasser seine Temperatur mit der der Umgebung vollständig ausgeglichen hat.

Sobald mir klar wurde, wie wichtig genaue Temperaturbestimmungen für diese Versuche sind, habe ich mich nicht mehr begnügt, zu diesen Bestimmungen die gewöhnlichen Thermometer zu verwenden, sondern habe anfangs ein in Zehntel, später aber durchweg ein in Fünfzigstel Grade eingetheiltes Thermometer benutzt, welches ich mir von dem Mechaniker Müller in Bonn (Geissler's Nachfolger) anfertigen liess. Vor der Messung rührte ich das Wasser des Gefässes mit dem Thermometer selbst tüchtig durcheinander, tauchte das Thermometer in alle Gefässe gleich tief ein und las erst ab, wenn das Quecksilber stand.

Die Thiere wurden mit Fleisch von Fröschen oder Kröten

gefüttert, wenn sie nicht zum Hungern bestimmt waren; zuweilen verwandte ich auch geschnittene Regenwürmer. Mit Ochsenfleisch habe ich unliebsame Erfahrungen gemacht; es fault zu schnell und verdirbt das Wasser, sodass die Thiere sterben.

Das Wasser, in welchem die Thiere gehalten wurden, entstammte der Bonner Wasserleitung. Pflüger[1]) hat nachgewiesen, dass dieses Wasser wegen seines grossen Gehaltes an kohlensaurem Kalk und Kohlensäure den jungen Quappen schädlich ist, hat aber zugleich — wie auch Rösel von Rosenhof schon gethan hatte — darauf aufmerksam gemacht, dass solches Wasser durch längeres Stehen an der Luft einen grossen Theil seiner Schädlichkeit verliert. Das Wasser nun, welches in unserem Institut gebraucht wird, strömt aus der Leitung zunächst in ein Reservoir auf dem Speicher und erst von diesem aus in die Rohre; da ich ausserdem das Wasser in den Untersätzen der Versuchsapparate in der Regel 24 Stunden vor dem Gebrauch an der Luft stehen liess, so waren die Bedingungen zu möglichster Beseitigung seiner Schädlichkeit vollauf gegeben. Trotzdem habe ich manchmal eine bedeutende Sterblichkeit unter den Quappen beobachtet; der Grund lag vielleicht zum kleineren Theil in der Beschaffenheit des Wassers an sich, zum grösseren Theil aber sicher daran, dass das Wasser durch faulendes Fleisch zum Zweck der Fütterung verunreinigt werden musste; denn von den gefütterten Thieren starben durchweg mehr, als von den Hungerthieren. Es braucht nur nebenbei bemerkt zu werden, dass die todten Thiere sofort entfernt werden müssen, da sie sonst von ihren Genossen gefressen werden.

Es ist klar, dass bei vergleichenden Zuchtversuchen alles darauf ankam, möglichst gleich entwickelte Thiere zu verwenden. Den Ausdruck „gleich gross" vermeide ich absichtlich; denn wenn auch die Entwicklung und Verwandlung der Froschlarven im allgemeinen ihrer Grösse parallel verläuft, so trifft das doch nicht immer zu. Man findet oft kleine, schwächlich aussehende Thiere, bei denen die Entwicklung der Gliedmassen viel weiter vorgeschritten ist, als bei viel grösseren. Denn bei Schätzung der Grösse kommt der grosse Wassergehalt ihres Körpers und sein Ernährungszustand in Betracht; lässt man die Thiere

1) Pflüger: „Hat die Concentration des Samens einen Einfluss auf das Geschlecht?" Pflüger's Archiv Bd. 29. p. 2.

nur zwei Tage hungern, so schrumpft der Körper ganz auffallend zusammen. Ich habe deshalb bei meinen Versuchen zwar öfters die Länge des Kopfes und des Körpers angegeben, muss aber hervorheben, dass diese Masse nur relativen Werth haben. Einen *viel sichereren Massstab* hat man aber nach meiner Erfahrung an der *Entwicklungsstufe der Gliedmassen.* Bekanntlich brechen bei den anuren Batrachiern zuerst die Füsse der Hinterglieder hervor, die man bei aufmerksamer Betrachtung in den ersten Stadien als *kurze Stummel* zu beiden Seiten des Schwanzes und diesem dicht anliegend bemerkt. Weiterhin entwickeln sich Unter- und Oberschenkel, die Anfangs einen so stumpfen Winkel mit einander bilden, dass die ganze Extremität fast parallel mit dem Schwanze nach hinten zu sich erstreckt. Dieser Winkel wird nun allmählich dadurch spitzer, dass der Oberschenkel sich kräftiger entwickelt und sich *nach der Seite* vom Schwanze weg zu strecken beginnt. Ist die hintere Extremität ganz entwickelt, so steht die Längsachse des Oberschenkels senkrecht auf der Längsachse des Körpers, d. h. der Oberschenkel steht fast unter genau rechtem Winkel vom Körper ab. Diese hier geschilderten Merkmale kann man benutzen, um Thiere gleicher Entwicklungsstufen auszuwählen. Kleine Täuschungen in der Abschätzung werden durch eine grössere Zahl der Versuchsthiere ausgeglichen. Da es nun fast nie gelingt, aus einer Brut und selbst aus mehreren Bruten eine grössere Zahl genau auf *derselben* Entwicklungsstufe stehender Thiere[1]) zu gewinnen, so bin ich bei der Auswahl und Vertheilung der Quappen in folgender Weise verfahren. Mit einem hinreichend weiten Glasrohr heberte ich die einzelnen Quappen heraus und vertheilte sie genau nach ihrer Entwicklung in zwei Bechergläser: zuerst fischte ich also einzeln diejenigen heraus, bei denen die Hinterglieder vollständig entwickelt waren und vertheilte sie gleichmässig; dann diejenigen, bei denen die Hinterglieder zwar schon entwickelt waren, aber noch mehr oder weniger nach hinten gestreckt waren u. s. w. Um dann endlich

---

1) *Pflüger* hat schon auf die verschiedene Geschwindigkeit der Entwicklung selbst solcher Batrachierlarven aufmerksam gemacht, die demselben Laichklumpen entstammen. *Pflüger*, Das Ueberwintern der Kaulquappen der Knoblauchkröte. *Pflüger's* Archiv 31. Bd. 143.

ganz unparteiisch und frei von jeder Voreingenommenheit zu verfahren, bestimmte ich durch's Loos, welche der beiden Partien hungern und welche gefüttert werden sollte.

II. Versuche.

Der Einfachheit und Kürze halber theile ich jetzt zunächst die von mir im Sommer 1885 und in diesem Jahre angestellten Versuche tabellarisch mit und ziehe nachher Schlüsse aus denselben.

Vorversuch.

Am 5. Juli 1885 setzte ich in zwei Brutgefässe je 40 Larven von Bufo vulgaris ein. Die Thiere waren etwa 4 Wochen alt, im Institut ausgebrütet, hatten Fleisch gefressen, sich aber langsam entwickelt. Die Quappen waren klein, 12—25 mm lang, bei keiner war auch nur eine Spur der Hinterfüsse vorhanden. Die Thiere im einen Brutgefässe hungerten, die im andern wurden mit Fleisch gefüttert. Die Temperatur des Wassers wurde nicht regelmässig gemessen; sie bewegte sich zwischen 18—20° C. Die Futterthiere wurden im Laufe der nächsten Wochen gross, kräftig; am 28. Juli waren 7 derselben vollständig verwandelt; der Rest der Thiere wurde zu Versuch IV benutzt.

Von den Hungerthieren starben im Laufe der drei nächsten Wochen 29 den Hungertod. Der Schwanz dieser Thiere zeigte einige Tage vor dem Tode ein merkwürdiges Aussehen. Seine Spitze war nach einer Seite gekrümmt; der Saum nicht glatt, wie bei den Futterthieren, sondern runzlich, das ganze Organ geschrumpft. Es war, als mache die Natur den Versuch die Resorption des Schwanzes einzuleiten, um mit diesem Material die Ernährung und vielleicht die Ausbildung der Glieder zu ermöglichen. Die Thiere waren aber zu jung und klein gewesen, als dass eine Verwandlung hätte geschehen können.

Versuch 1.

Thiere ausgewachsen, aber ohne Spur der Hinterglieder.

Datum	Art	Zahl	Grösse	Wärme				Kälte		Bemerkungen.
				Hunger		Futter		Futter		
				Temperatur	Verwandelt	Temperatur	Verwandelt	Temperatur	Verwandelt	
25/5. 86	Rana	150, also	Kopf 12--	19,5	2	19,5	0	12,00	0	Temperaturmessung m. einem
26/5	fusca	für jedes	14 mm,	20,0	1	20,5	2	13,00	0	gewöhlichen, in ganze Grade
27/5		Versuchs-	Körper	20,0	3	20,0	2	13,00	0	getheilten Thermometer.
28/5		gefäss	31—39.	18,00	0	18,00	3	13,00	0	Vom 28. an Temperaturbe-
		50.	Bei keinem	18,20		18,30				stimmung mit einem in
			Thier	19,80		20,15				Zehntel Grade eingetheilten
29/5			Hinter-	19,10	0	19,10	5	12,80	0	Thermometer.
			füsse.	19,50		19,60				
30/5				19,10	3	19,10	5	12,80	0	
				19,45		19,60				
31/5				18,40	3	18,40	4	12,75	0	
				18,60		18,60				
				20,60		20,60				
1/6				18,70	2	18,70	4	12,80	0	
				22,00		22,00				
2/6				21,60	0	21,70	1	12,95	0	
				22,25		22,35				
3/6				21,80	1	21,80	1	13,05	0	
4/6				20,90	3	21,00	0	13,05	0	
5/6				20,40	1	20,40	2	13,00	0	
6/6				20,20	1	20,20	4	13,00	0	
7/6				18,80	0	18,80	4	12,80	0	
Temperatur im Mittel vom 28/5 an berechnet				19,87°		19,92°		12,91		
Im Ganzen verwandelt					20		37		0	
Am dritten Tage verwandelt					6		4		0	

Versuch 2.

Je 16 Rana fusca mit entwickelten Hintergliedern in zwei Glaskufen. Jede Partie wurde wieder in zwei gleiche Hälften getheilt; die eine Hälfte schwamm frei in der Glaskufe, die andern 8 Thiere wurden einzeln in Cylindergläser gebracht und diese alle zusammen in die Glaskufe gesetzt. Die Thiere in der einen Glaskufe wurden sämmtlich gefüttert, die andern hungerten. Das Wasser in den einzelnen Cylindergläsern stand genau so hoch, wie das der grossen Kufe, die Temperatur war also gleich. Eingesetzt 23/8 86.

Datum	Hunger			Futter		
	Temper.	Verwandelt		Temper.	Verwandelt	
		Isolirt	Vereinigt		Isolirt	Vereinigt
25/8. 1886	23,30	2	2 (1 r.)	23,40	3	2
26/8	23,06	4 (1 r.)	2 (2 r.)	22,94	2 (1 r.)	3 (1 l.)
27/8	23,18	2	0	23,16	0	0
28/8	22,86	2 (1 r.)	1 (1 l.)	22,84	2	
Mittel-temperatur	23,10			23,09		
Im Ganzen verwandelt		10 (2 r.)	5 (3 r. 1 l.)		7 (1 r.)	5 (1 l.)
Am 3. Tage verwandelt		8 (1 r.)	4 (3 r.)		5 (1 r.)	5 (1 l.)

Anmerkung: Die Abkürzungen r. und l. bedeuten „Rechtser“ und „Linkser“, d. h. solche Thiere, bei denen nur das rechte oder das linke Vorderglied zum Vorschein gekommen war. Man darf solche Thiere als „verwandelt“ ansehen, weil die andere Extremität in wenigen Stunden ebenfalls durchbricht. Es soll also z. B. 5 (3 r. 1 l.) heissen, dass im Ganzen 5 Thiere verwandelt waren, von denen bei 3 nur die rechte, bei 1 nur die linke und beim letzten beide vordere Extremitäten durchgebrochen waren.

Versuch 3.

260 Rana fusca; waren bis dahin in einem grösseren Behälter gefüttert worden und stammten aus verschiedenen Laichklumpen, die im April 1886 aus dem Poppelsdorfer Weiher geholt waren. Grösse der Thiere wie Versuch 1, aber bei 24 Thieren schon Füsse und Unterschenkel der Hinterglieder.

Datum	Bemerk.	Temper.	Verwand.	Bemerk.	Temper.	Verwand.	Bemerk.	Temper.	Verwand.	Bemerk.	Temper.	Verwand.	Im Ganzen verwandelt	
													Hunger	Futter
2/7. 86	Hunger	20,60	1	Futter	20,60	1	Leer	20,50	—	Leer	20,50	—	1	1
3/7	Leer	21,90	—	Leer	22,00	—	Hunger	22,15	0	Futter	22,35	1 (1 l.)	0	1 (1 l.)
4/7	Hunger	22,35	7 (5 r.)	Futter	23,35	0	Leer	22,10	—	Leer	22,20	—	7 (5 r.)	0
5/7	Leer	22,45	—	Leer	22,45	—	Futter	22,75	5 (1 r.)	Hunger	22,70	2 (1 r.)	2 (1 r.)	5 (1 r.)
6/7	Futter	22,75	5 (1 r.)	Leer	22,55	—	Hunger	22,75	5 (3 r.)	Leer	22,50	—	5 (5 r.)	5 (1 r.)
7/7	Leer	23,20	—	Futter	23,45	4 (3 r.)	Leer	23,20	—	Hunger	23,50	3 (2 r.)	3 (2 r.)	4 (3 r.)
8/7	Futter	23,65	4 (1 r.)	Hunger	23,60	5 (1 r.)	Leer	23,45	—	Leer	23,45	—	5 (1 r.)	4 (1 r.)
9/7	Leer	22,55	—	Leer	22,50	—	Hunger	22,90	3	Futter	22,90	5	3	5
10/7	Leer	21,70	—	Hunger	22,05	2 (2 r.)	Futter	21,95	3	Leer	21,75	—	2 (2 r.)	3
11/7	Futter	22,20	3 (1 r.)	Leer	22,10	—	Leer	22,00	—	Hunger	22,20	2	2	3 (1 r.)
12/7	Hunger	21,90	1	Leer	21,80	—	Futter	21,90	5 (3 r.)	Leer	21,70	—	1	5 (3 r.)
13/7	Leer	21,95	—	Hunger	22,05	2	Leer	21,95	—	Futter	22,05	3 (2 r.)	2	3 (2 r.)
Mitteltemperatur der einzelnen Plätze		22,28	—	—	22,28	—	—	22,30	—	—	22,31	—	33 (14 r.)	39 (12 r. 1 l.)
Mitteltemperatur der Plätze überhaupt		22,29												

Mitteltemperatur für:

Hunger	Futter	Leer	Leer
22,39	22,41	22,19	22,19 ; also Verhältniss zur Mitteltemperatur der Plätze:
+0,10	+0,12	—0,10	—0,10

Am Ende des 3. Tages verwandelt:

8 (5 r.) | 2 (1 l.)

Versuch 4.

118 Rana fusca, wie in Versuch 3. Bei den entwickeltsten die Hinterglieder bis zum Oberschenkel vorhanden.

Datum	Bemerk.	Temper.	Verwand.	Bemerk.	Temper.	Verwand.	Bemerk.	Temper.	Verwand.	Bemerk.	Temper.	Verwand.	Im Ganzen verwandelt	
													Hunger	Futter
14/7. 86	Futter	21,04	0	Hunger	20,94	1	Leer	20,80	—	Leer	20,74	—	1	0
15/7	Hunger	20,06	4 (3 r.)	Leer	20,04	—	Leer	20,06	—	Futter	20,06	1	4 (3 r.)	1
16/7	Leer	20,80	—	Leer	21,06	—	Futter	21,00	0	Hunger	21,02	0	0	0
17/7	Leer	20,38	—	Futter	20,42	3 (2 r.)	Hunger	20,40	3 (3 r.)	Leer	20,32	—	3 (3 r.)	3 (2 r)
18/7	Futter	21,76	2 (1 l.)	Hunger	21,60	4 (2 r.)	Leer	21,44	—	Leer	21,40	—	4 (2 r.)	2 (1 l.)
19/7	Hunger	21,84	2 (1 r.)	Leer	21,70	—	Leer	21,62	—	Futter	21,72	1	2 (1 r.)	1
20/7	Leer	23,04	—	Leer	23,04	—	Futter	23,04	2 (1 r.)	Hunger	23,04	2 (1 r.)	2 (1 r.)	2 (1 r.)
21/7	Leer	23,58	—	Futter	23,64	2 (1 r.)	Hunger	23,58	0	Leer	23,58	—	0	2 (1 r.)
22/7	Futter	24,68	2 (1 r. 1 l.)	Hunger	24,64	2 (1 r.)	Leer	24,38	—	Leer	24,38	—	2 (1 r.)	2 (1 r. 1 l.)
23/7	Hunger	24,44	1	Leer	24,40	—	Leer	24,24	—	Futter	24,44	6	1	6
24/7	Leer	23,78	—	Leer	23,78	—	Futter	23,80	1	Hunger	23,72	1	1	1
25/7	Leer	23,34	—	Futter	23,32	0	Hunger	23,24	0	Leer	23,14	—	0	0
Mitteltemperatur der einzelnen Plätze		22,39	—	—	22,38	—	—	22,30	—	—	22,29	—	20 (11 r.)	20 (5 r. 2 l.)
Mitteltemperatur der Plätze überhaupt		22,34												

Mitteltemperatur für:

Hunger	Futter	Leer	Leer	
22,38	22,41	22,30	22,29	; also Verhältniss zur Mitteltemperatur der Plätze:
+0,04	+0,07	—0,04	—0,05	

Am Ende des 3. Tages verwandelt:

Hunger	Futter
5 (3 r.)	1

Versuch 5.

36 Rana fusca, bei den entwickeltsten die Füsse und Unterschenkel der Hinterglieder vorhanden. Die Brutgefässe wurden stets sämmtlich mit Einsätzen versehen, um die Verdunstungsfläche gleich zu machen. Der Versuch wurde im kühlen Aquarium des Instituts angesetzt, um festzustellen, ob auch bei niedrigerer Temperatur die Hungerthiere einen kleinen Vorsprung hätten.

Datum	I. Platz			II. Platz			III. Platz			IV. Platz			Im Ganzen verwandelt		Anmerkung.
	Bemerk.	Temper.	Verwand.	Bemerk.	Temp	Verwand.	Bemerk.	Temp.	Verwand.	Bemerk.	Temp.	Verwand.	Hunger	Futter	
16/8. 86	Hunger	17,02	1 (1 r.)	Leer	17,00	—	Futter	17,06	1 (1 r.)	Leer	17,00	—	1 (1 r.)	1 (1 r.)	Das Wasser brauchte nur 3 mal, am 18., 20. und 22. gewechselt zu werden.
17/8	Leer	17,02	—	Futter	17,08	0	Leer	17,04	—	Hunger	17,08	1 (1 r.)	1 (1 r.)	0	
18/8	Futter	17,00	1 (1 l.)	Leer	17,00	—	Hunger	17,00	2 (1 l.)	Leer	17,00	—	1 (2 l.)	1 (1 l.)	
19/8	Leer	16,92	—	Hunger	16,96	0	Leer	16,94	—	Futter	16,98	1 (1 r.)	0	1 (1 r.)	
20/8	Hunger	16,84	1	Leer	16,78	—	Futter	16,84	1	Leer	16,82	—	1	1	
21/8	Leer	16,74	—	Futter	16,74	3 (1 r.)	Leer	16,72	—	Hunger	16,78	2 (1 r. 1 l.)	1 (2 r. 1 l.)	3 (1 r.)	
22/8	Futter	17,38	2	Leer	17,34	—	Hunger	17,40	2	Leer	17,38	—	2	2	
23/8	Leer	17,56	—	Hunger	17,56	2	Leer	17,58	—	Futter	17,58	2	2	2	
Mitteltemperatur der einzelnen Plätze		17,06	—	—	17,06	—	—	17,07	—	—	17,08	—	11 (3 r. 2 l.)	11 (3 r. 1 l.)	
Mitteltemperatur der Plätze überhaupt		17,07											Am Ende des 3. Tages verwandelt		
													4 (2 r. 1 l.)	2 (1 r. 1 l.)	

Mitteltemperatur für:

Hunger	Leer	Futter	Leer
17,08	17,06	17,08	17,05; also Verhältniss zur Mitteltemperatur der Plätze:
+0,01	−0,01	+0,01	−0,02

Versuch 6.

Datum	Art	Zahl	Grösse	Temperatur	Verwandelt		Bemerkung
					Hunger	Futter	
31/7. 86	Bufo vulgaris aus einer Brut	30	22—38 mm. Bei 6 Thieren nur Hinterfüsse, bei den anderen Hinterglieder ganz.	19,50 im Mittel	1	2	Der Versuch begann am 27/7 1885.
1/8					0	0	
2/8					2	1	
3/8					2	1	
8/8					1	0	
9/8					0	1	
10/8					1	1	
14/8					1	0	
Am Ende des 3. Tages verwandelt					3	3	
„ „ „ Versuchs „					8	6	

Versuch 7.

Datum	Art	Zahl	Grösse	Temperatur	Verwandelt		Bemerkung.
					Hunger	Futter	
28/6. 85	Rana fusca aus einer Brut	68, also für Hunger und Futter je 34 Thiere	28—40 mm. Bei den am wenigsten entwickelten waren Füsse und Unterschenkel der Hinterglieder vorhanden.	18,50 im Mittel	2	0	Der Versuch begann am 26/6. 1885.
30/6					2	1	
5/7					6	3	
8/7					3	2	
10/7					2	1	
Am 3. Tage verwandelt					4	1	
Am Ende des Versuches verwandelt					15	7	

Versuch 8.

Datum	Art	Zahl	Grösse	Hunger		Futter	
				Temperat.	Verwand.	Temperat.	Verwand.
27/5. 86	Rana	68	33—42 mm. Bei allen Unterschenkel und Fuss der Hinterglieder vorhanden, bei den meisten auch Oberschenkel schon entwickelt.	20,00	1	20,00	0
28/5	fusca			18,40	5	18,45	3
	aus			19,00		19,10	
29/5	einer			18,30	3	18,30	4
	Brut			19,25		19,30	
30/5				18,40	4	18,40	2
				19,10		19,20	
31/5				17,60	4	17,50	0
				18,50		18,70	
1/6				17,70	2	17,80	2
				19,90		20,10	
2/6				20,50	1	20,05	3
				21,10		21,20	
3/6				20,10	3	20,10	
				19,25		19,30	4
4/6				16,80	0	16,85	0
Mitteltemperatur vom 28/5 an berechnet				18,93	—	19,02	—
Am Ende des 3. Tages verwandelt					9	—	7
„ „ „ Versuchs „					23	—	18

NB. Der Versuch wurde schon am 11/5. 1886 angesetzt. Vom 28/5 an genaue Temperaturbestimmung Morgens und Abends mit einem in Zehntel Grade eingetheilten Thermometer. Als Gefässe dienten in diesem Falle Glaskufen. Dieselben sind 15,4 cm weit, 30,5 lang, 14,5 tief, werden aber nur bis zu 9 cm Tiefe gefüllt, enthalten also ca. 4 Liter.

Versuch 9.

Datum	Art	Zahl	Grösse	Hunger		Futter		Bemerkungen.
				Temperatur	Verwandelt	Temperatur	Verwandelt	
23/7. 86	Rana	100	Kopf 6—9 mm, Körper 26—40. Sonst wie Versuch 8.	21,84	—	24,94	—	
24/7	fusca			23,92	—	24,02	—	
25/7	aus			23,74	1	23,80	0	
26/7	einer			23,76	3	23,84	2 (1 l.)	
27/7	Brut			22,58	2 (2 r.)	22,60	2	
28/7				21,32	5 (2 r.)	21,24	6	
Mitteltemperatur				23,36	—	23,41	—	
Am Ende des 3. Tages verwandelt					6	—	4	
„ „ „ Versuchs „					11 (4 r.)	—	10 (1 l.)	

NB. Der Versuch wurde hier abgebrochen, weil die Thiere noch zu weiteren Versuchen benutzt werden mussten.

Versuch 10.

44 Rana fusca. Länge des Kopfes 7—9 mm, des Körpers 37—40 mm. Bei den meisten Thieren waren die Hinterbeine ganz entwickelt, lagen aber noch mehr oder weniger gestreckt dem Schwanze an; bei einigen waren nur Unterschenkel und Füsse der Hinterglieder entwickelt. Gleichmässig in zwei Brutapparate vertheilt.

Datum	I. Platz			II. Platz			III. Platz			IV. Platz			Im Ganzen verwandelt	
	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Futter	Hunger
29/7. 86	Hunger	20,56	2 (2 r.)	Futter	20,58	2 (1 r.)	Leer	20.14	—	Leer	20,12	—	2 (1 r.)	2 (2 r.)
30/7	Futter	20,62	1	Leer	20,32	—	Leer	20,36	—	Hunger	20,62	1	1	1
31/7	Leer	21,28	—	Leer	21,30	—	Hunger	21,50	4 (1 l.)	Futter	21,48	2	2	4 (1 l.)
1/8	Leer	20,96	—	Hunger	21,18	4 (1 r.)	Futter	21.18	0	Leer	21,08	—	0	4 (1 r.)
2/8	Hunger	21,10	0	Futter	21,04	1	Leer	20,94	—	Leer	20,84	—	1	0
3/8	Futter	20,56	2 (2 r.)	Leer	20.28	—	Leer	20,30	—	Hunger	20,52	4 (1 r. 1 l.)	2 (2 r.)	4 (1 r. 1 l.)
4/8	Leer	20,28	—	Leer	20,30	—	Hunger	20,54	2 (2 r.)	Futter	20,44	2 (1 l.)	2 (1 l.)	2 (2 r.)
5/8	Leer	19,84	—	Hunger	20.02	1	Futter	19,90	0	Leer	19,68	0	0	1
6/8	Hunger	19,56	1 (1 r.)	Futter	19,52	3 (1 l.)	Leer	19.40	—	Leer	19,40	—	3 (1 l.)	1 (1 r.)
7/8	Futter	19,82	1	Leer	19,70	—	Leer	19,62	—	Hunger	19,76	—	1	0
Mitteltemperatur der einzelnen Plätze		20,46	—	—	20,42	—	—	20,39	—	—	20,39	—	14 (3 r. 2 l.)	19 (7 r. 2 l.)
Mitteltemperatur der Plätze überhaupt		20,42											Am Ende des 3. Tages verwandelt	
													5 (1 r.)	7 (1 r. 1 l.)

Mitteltemperatur für:

Futter	Hunger	Leer	Leer
20,51	20,54	20,31	20,30; also Verhältniss zur Mitteltemperatur der Plätze:
+0,09	+0,12	—0,11	—0,12

Versuch 11.

100 Rana fusca. Länge des Kopfes 6—9 mm, des Körpers 26—40 mm. Sonst wie in Versuch 10. Gleichmässig auf zwei Brutapparate für Futter und Hunger vertheilt.

Beginn des Versuches 23 7. 86. Da sich in den 2 ersten Tagen kein Thier verwandelt, werden diese Tage nicht berücksichtigt.

Datum	I. Platz			II. Platz			III. Platz			IV. Platz			Verwandelt	
	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Futter	Hunger
25/7	Hunger	23,74	1	Futter	23,80	0	Leer	23,62	--	Leer	23,64	—	0	1
26 7	Futter	23,84	2 (1 l.)	Leer	23,56	—	Leer	23,58	—	Hunger	23,76	3	2 (1 l.)	3
27 7	Leer	22,52	—	Leer	22,42	—	Hunger	22,58	2 (2 r.)	Futter	22,60	2	2	2 (2 r.)
28 7	Leer	21,08	—	Hunger	21,32	5 (2 r.)	Futter	21,24	6	Leer	21,04	—	6	5 (2 r.)
Mitteltemperatur der einzelnen Plätze		22,80	—	—	22,78	—	—	22,76	—	—	22,76	—	10 (1 l.)	11 (4 r.)
Mitteltemperatur der Plätze überhaupt		22,78											Am Ende des 3. Tages verwandelt 2 (1 l.)	4

Mitteltemperatur für:

Futter	Hunger	Leer	Leer	
22,87	22.85	22,69	22,68 ;	also Verhältniss zur Mitteltemperatur der Plätze:
+0,09	+0,07	—0,09	—0,10	

Versuch 12.

Je 20 Rana fusca in Glaskufen; bei den am wenigsten entwickelten Hinterfüsse und Unterschenkel vorhanden.

Datum	I. Platz			II. Platz			III. Platz			IV. Platz			Im Ganzen verwandelt	
	Bemerk.	Temperat	Verwand.	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Hunger	Futter
17/8. 86	Hunger	21,80	—	Futter	21,86	—	Leer	21,88	—	Leer	21,92	—	—	—
18/8	Futter	21,34	—	Leer	21,24	—	Leer	21,30	—	Hunger	21,32	—	—	—
19/3	Leer	20,86	—	Leer	20,80	—	Hunger	20,86	—	Futter	20,90	—	—	—
20/8	Leer	20,42	—	Hunger	20,36	3 (1 r.)	Futter	20,44	0	Leer	20,40	—	3 (1 r.)	0
21/8	Hunger	22,08	4	Futter	22,10	2 (1 r.)	Leer	22,06	—	Leer	22,10	—	4	2 (1 r.)
22/8	Futter	22,40	7 (2 l.)	Leer	22,36	—	Leer	22,34	—	Hunger	22,34	4 (1 l.)	4 (1 l.)	7 (2 l.)
23/8	Leer	23,20	—	Leer	23,22	—	Hunger	23,22	4 (1 l.)	Futter	23,32	2	4 (1 l.)	2
24/8	Leer	24,04	—	Hunger	24,02	2 (2 r.)	Futter	24,04	1 (1 r.)	Leer	24,04	—	2 (2 r.)	1 (1 r.)
Mitteltemperatur der einzelnen Plätze		22,02	—	—	22,00	—	—	22,02	—	—	22,04	—	17 (3 r. 2 l.)	12 (2 r. 2 l.)
Mitteltemperatur der Plätze überhaupt		22,02											Am Ende des 3. Tages nach Beginn der Verwandlung	
													11 (1 r. 1 l.)	9 (1 r. 2 l.)

Mitteltemperatur für:

Hunger	Futter	Leer	Leer	
22,00	22,05	22,01	22,02;	also Verhältniss zur Mitteltemperatur der Plätze:
—0,02	+0,03	—0,01	0,00	

Versuch 13 und 14.

1) 44 R. fusca, 31 – 39 mm. Der einen Hälfte wurde der Schwanz zwischen der letzten Hälfte und dem letzten Drittel amputirt. Beide Partien gefüttert.

2) 60 R. fusca, 31—40 mm. Eine Hälfte mit amputirtem Schwanz; beide Partien hungern.

Datum	A. Futter Verwandelt		Bemerkungen.
	Mit Schwanz	Ohne Schwanz	
9/6. 86	0	0	Die Temperatur in den 4 Gefässen wurde täglich gemessen. Minimum am 23/6: 15,80°. Maximum am 12/6: 20,60°.
10/6	1	1	
11/6	1	2	
12/6	0	0	
13/6	1	1	
14/6	2	1	
15/6	1	1	
16/6	0	1	
17/6	1	1	
18/6	0	1	
19/6	0	1	
20/6	0	0	
21/6	0	0	
22/6	1	1	
23/6	0	0	
24/6	0	0	
25/6	1	0	
26/6	0	0	
27/6	0	1	
28/6	1	0	
29/6	1	0	
Summe	11	12	

Datum	B. Hunger Verwandelt		Bemerkungen.
	Mit Schwanz	Ohne Schwanz	
17/6	1	1	Die Gefässe standen in einem anderen Zimmer als die des nebenstehenden Versuches. Es ergab sich als Minimum der Temperatur am 21/6: 16,40°, als Maximum am 30/6 20,30°.
18/6	0	0	
19/6	0	0	
20/6	1	1	
21/6	0	0	
22/6	1	1	
23/6	2	1	
24/6	0	0	
25/6	0	1	
26/6	1	1	
27/6	0	0	
28/6	1	0	
29/6	0	0	
30/6	0	0	
1/7	0	0	
2/7	0	0	
Summe	7	6	

Versuch 15.

40 Rana fusca, bei den kleinsten die Unterschenkel und Füsse der Hinterglieder entwickelt; einer Partie wird der halbe Schwanz amputirt; beide Partien gefüttert. — Auf Platz V steht ein Brutgefäss mit Wasser, in welchem Fleischreste faulen: es steht in der Mitte zwischen den 4 übrigen und behält stets seinen Platz.

Datum	I. Platz			II. Platz			III. Platz			IV. Platz			Im Ganzen verwandelt		V. Platz
	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Bemerk.	Temperat.	Verwand.	Mit Schwanz	Ohne Schwanz	Temperat.
8/8. 86	Leer	20,12	—	Mit Schwanz	20,22	1 (1 r.)	Ohne Schwanz	20,24	1	Leer	20,14	—	1 (1 r.)	1	20,16
9/8	Mit	21,20	2	Ohne	21,20	0	Leer	21,06	—	Leer	21,12	—	2	0	21,12
10/8	Ohne	22,46	2 (1 r.)	Leer	22,36	—	Leer	22,22	—	Mit	22,52	3	3	2 (1 r.)	22,42
11/8	Leer	22,30	—	Leer	22,32	—	Mit	22,42	5	Ohne	22,18	0	5	0	22,32
12/8	Leer	21,72	—	Mit	21,94	2 (1 r. 1 l.)	Ohne	21,94	1	Leer	21,74	—	2 (1 r. 1 l.)	1	21,86
13/8	Mit	21,70	4	Ohne	21,70	2	Leer	21,38	—	Leer	21,42	—	4	2	21,60
14/8	Ohne	21,54	2 (1 l.)	Leer	21,36	—	Leer	21,30	—	Mit	21,50	2 (1 r.)	2 (1 r.)	2 (1 l.)	21,44
15/8	Leer	21,22	—	Leer	21,22	—	Mit	21,42	0	Ohne	21,42	1 (1 r.)	0	1 (1 r.)	21,38
Mitteltemperatur der einzelnen Plätze		21,53	—	—	21,54	—	—	21,49	—	—	21,53	—	19 (3 r. 1 l.)	9 (2 r. 1 l.)	21,54
Mitteltemperatur der Plätze überhaupt		21,53											Am Ende des 3. Tages verwandelt: 6 (1 r.)	3 (1 r.)	

Mitteltemperatur für:

Mit Schwanz	Ohne Schwanz	Leer	Leer	Fäulniss
21,61	21,62	21,45	21,43	21,54 ; also Verhältniss zur Mitteltemperatur der Plätze:
+0,08	+0,09	−0,08	−0,10	+0,01

Allgemeine Uebersicht der Versuche.

I. Niedrige Temperatur verlangsamt die Verwandlung.

Nr.	Datum	Thiere	Grösse	Höhere Temperatur				Niedrige Temper.		Bemerkung.
				I. Hunger		II. Futter		III. Futter		
				Temper.	Verwand.	Temper.	Verwand.	Temper.	Verwand.	
1	25/5 — 7/6 86	150 Rana fusca, also für jedes Versuchsgefäss 50 Thiere.	Kopf 12—14 mm, Körper 31—39 mm.	19,87	20	19,92	37	12,91	0	Bei Beginn des Versuches waren bei keinem Thier die Hinterfüsse entwickelt.

II. Ruhe kürzt die Verwandlung ab (Pflüger).

Nr.	Datum	Thiere	Hunger			Futter			Bemerkung.
			Temperat.	Verwandelt		Temperat.	Verwandelt		
				Isolirt	Vereinigt		Isolirt	Vereinigt	
2	25/8 — 28/8 86	36 R. fusca	23,10	10 (2 r.)	5 (3 r. 1 l.)	23,09	7 (1 r.)	5 (1 l.)	Bei Beginn bei allen Thieren Hinterglieder vorhanden.

III. Hunger kürzt die letzten Stadien der Verwandlung ab.

Nr.	Datum	Thiere	Hunger			Futter			Bemerkung.
			Temperat.	Verwandelt		Temperat.	Verwandelt		
				am 3. Tage	am Ende		am 3. Tage	am Ende	
(1)	25/5 — 7/6 86	100 Rana fusca	19,87	**6**	*20*	19,92	**4**	*37*	Bei keinem Thiere Hinterfüsse.
3	2/7 — 13/7 86	260 R. fusca	22,39	**8** (5 r.)	*33* (14 r.)	22,41	**2** (1 l.)	*39*	Wie in Versuch 1, aber bei 24 Thieren schon Füsse und Unterschenkel der Hinterglieder.
4	14/7 — 25/7 86	118 R. fusca	22,38	**5** (5 r.)	*20* (11 r.)	22,41	**1**	*20* (5 r. 2 l.)	Bei den entwickeltsten die Füsse und Unterschenkel der Hinterglieder.
5	16/8 — 23/8 86	36 R. fusca	17,08	**4** (2 r. 1 l.)	*11*	17,08	**2** (1 r. 1 l.)	*11*	Wie in Versuch 4.
6	31/7 — 14/8 85	30 Bufo vulgaris	19,50	**3**	*8*	19,50	**3**	*6*	Bei den 6 kleinsten nur die Hinterfüsse, bei den übrigen Hinterglieder ganz.
7	26/6 — 10/7 85	68 R. fusca	18,50	**4**	*15*	18,50	**1**	*7*	Bei den wenigst entwickelten Füsse und Unterschenkel der Hinterglieder vorhanden.
8	27/5 — 4/6 86	68 R. fusca	18,93°	**9**	*23*	19,02	**7**	*18*	Füsse und Unterschenkel bei allen, bei den meisten auch Oberschenkel der Hinterglieder.
9	23/7 — 28/7 86	100 R. fusca	23,36	**6**	*11* (4 r.)	23,41	**4**	*10* (1 l.)	Wie in Versuch 8.
10	29/7 — 7/8 86	44 R. fusca	20,54	**7** (1 r. 1 l.)	*19* (7 r. 2 l.)	20.51	**5** (1 r.)	*14* (3 r. 2 l.)	Wie in Versuch 8.
11	25/7 — 28/7 86	100 R. fusca	22,85	**4**	*11* (4 r.)	22,87	**2** (1 l.)	*10* (1 l.)	Wie in Versuch 8.
12	17/8 — 24/8 86	40 R. fusca	22,00	**11** (1 r. 1 l.)	*17* (3 r. 2 l.)	22,05	**9** (1 r. 2 l.)	*12* (2 r. 2 l.)	Wie in Versuch 8.
(2)	25/8 — 288 8/6	32 R. fusca	23,10	**12** (3 r. 1 l.)	*15* (5 r. i l.)	23,09	**10** (1 r. 1 l.)	*12* (1 r. 1 l.)	Bei allen Thieren Hinterglieder ganz vorhanden.

IV. Abschneiden des Schwanzes ist ohne Einwirkung auf die Verwandlung oder verlangsamt sie.

Nr.	Datum	Thiere	Hunger				Futter				Bemerkung.
			Verwandelt				Verwandelt				
			Temper.	Mit Schwanz	Temper.	Ohne Schwanz	Temper.	Mit Schwanz	Temper.	Ohne Schwanz	
13	17/6—2/7 86	60 R. fusca	18,35	7	18,35	6					31—40 mm. Nur wenige mit entwickelten Hintergliedern.
14	9/6—29/6 86	44 R. fusca					18,20	11	18,20	12	31—39 mm. Wie oben.
15	8/8—15/8 86	40 R. fusca					21,61	19 (3 r. 1 l.)	21,62	9 (2 r. 1 l.)	Bei den kleinsten die Unterschenkel und Füsse der Hinterglieder entwickelt.

	Mit Schwanz	Ohne Schwanz
NB. 1. Am Ende des 3. Tages verwandelt:	2	3
	1	1
	6 (1 r.)	3 (1 r.)

NB. 2. Alle Thiere regenerirten den Schwanz, falls sie nicht schon am 2. Tage verwandelt waren!

III. Ergebnisse der Versuche.

In der vorstehenden allgemeinen Uebersicht der Versuche sind als Ergebnisse schon angegeben:

1. Niedrige Temperatur verlangsamt die Verwandlung.

Diese Thatsache ist so bekannt, dass ich kaum etwas hinzuzufügen habe. Ich habe sie practisch verwerthet, indem ich eine grosse Zahl Quappen von Rana fusca im kühlen Wasser unseres Aquariums hielt, um mir für den Hochsommer Versuchsmaterial zu sichern. Auf diese Weise hatte ich noch im October Quappen, bei denen nicht einmal die Hinterglieder zur Entwickelung gelangt waren, während die Thiere (Rana fusca) bei gewöhnlicher Temperatur im Freien schon im Mai verwandelt sind. In Fig. 3 Taf. I ist eine Rana fusca nach Photopraphie in Lebensgrösse dargestellt, die Mitte Mai d. J. im Freien gefangen war; alle Gliedmassen sind vollkommen entwickelt, nur die Resorption des Schwanzes steht noch aus. Man sieht hier zugleich den ungeheuren Unterschied in der Grösse bei natürlicher und künstlicher Zucht, auf den auch z. B. Leydig[1]) aufmerksam gemacht hat.

2. Ruhe kürzt die Verwandlung ab.

Dieser Satz bestätigt lediglich die Pflüger'sche[2]) Beobachtung, „dass die Verzögerung (in der Verwandlung) da am grössten sich erwies, wo die Larven durch mechanische Erschütterungen am meisten beunruhigt worden waren". Das beste Mittel jede Beunruhigung der Thiere zu vermeiden besteht offenbar in der Isolirung, die selbst einen Wasserwechsel unnöthig macht. Dieses Mittel habe ich in Versuch 2 zur Anwendung gebracht.

---

1) Leydig, Ueber Verbreitung der Thiere im Rhöngebirge und Mainthal p. 44. Separat-Abdruck aus den Verhandlungen d. nat. Vereins der preuss. Rheinlande und Westf. 38. Jahrgang 4. Folge 8. Bd. Leydig's Beobachtung bezieht sich auf Pelobates fuscus und auf Tritonen.

2) Pflüger, Das Ueberwintern der Kaulquappen der Knoblauchkröte. p. 144. Pflüger's Archiv, 31. Bd.

3. Hunger kürzt die letzten Stadien der Verwandlung ab.

Die eingangs mitgetheilte Beobachtung wurde durch 12 mit 996 Quappen angestellte Versuche dahin bestätigt, dass die letzten Stadien der Verwandlung in der That durch Hunger abgekürzt werden.

Die Versuche lehren Folgendes:

a) Sind die Versuchsthiere ausgewachsen, aber noch ohne Spur von Hintergliedern, so sind in den ersten drei Tagen nach Beginn der Verwandlung die Hungerthiere, nachher die gefütterten im Vortheil (Versuch 1 und 3).

b) Sind bei den Versuchsthieren die Füsse und Unterschenkel der Hintergliedmassen vorhanden, so haben in den drei ersten Tagen die Hungerthiere einen Vorsprung, am Ende des Versuchs steht die Parthie gleich (Versuch 4 und 5).

c) Sind bei den Versuchsthieren die Hinterglieder vollständig entwickelt, so haben die Hungerthiere vor den gefütterten nicht nur während der ersten Tage, sondern während des ganzen Versuchs einen Vorsprung (Versuch 2, 6—12).

Es folgt also daraus, dass die Hungerthiere um so mehr im Vortheil sind, je weiter sie bei Beginn des Versuches entwickelt waren. Merkwürdig aber ist es, dass selbst unter ungünstigeren Bedingungen (a) eine Anzahl der Hungerthiere schneller verwandelt wird, als die Futterthiere, wie es am schlagendsten in Versuch 1 hervortritt. Ich schreibe dies dem Umstande zu, dass hier nur die allerkräftigsten Thiere von der Natur ausgelesen wurden; vielleicht hat aber auch die hohe Temperatur während des Versuches mitgewirkt. Ich gebe darüber aus meinem Tagebuche folgende Notiz: „Am 18. Mai — als der Versuch schon angesetzt war — tritt mit Südwind bedeutende Temperatursteigerung ein, so dass namentlich auch in der Nacht eine ungewöhnlich hohe Temperatur herrschend bleibt. In Folge dessen zeigen sich am 19. Morgens bei fast allen Versuchsthieren die Füsse der Hinterglieder. Die hohe Temperatur, die der des August vollkommen entsprach (draussen im Schatten bis 31° C.) hielt an. Die gefütterten Thiere machten den Eindruck von Riesenquappen gegenüber den Hungerthieren; auch ihre Verwandlung war im Allgemeinen weiter vorgeschritten und ich glaubte schon, dass ich mich bei meinen früheren Beobachtungen getäuscht hätte. Ich war des-

halb sehr erstaunt, als ich am Morgen des 25. Mai zwei Hungerquappen vollständig verwandelt fand, während von den gefütterten noch kein einziges die Vorderglieder zum Vorschein gebracht hatte. Die zwei verwandelten Thiere unterschieden sich sofort von den übrigen: sie waren langsamer und träger in ihren Bewegungen und sassen gern still auf dem Boden des Gefässes; von oben her gesehen hatten ihre Körper schon vollständig das Aussehen von kleinen Fröschen. Die Veränderungen am Schwanze sollen später im Zusammenhange mitgetheilt werden."

Wie schon angedeutet, sind die Unterschiede zwischen gefütterten und Hungerthieren sehr erheblich. Erstere sind durchweg grösser und stärker, auch der Schwanz länger, breiter und dicker. Die Hungerthiere sind nach hinten zu bedeutend verschmälert, weniger pigmentirt, als die gefütterten, mehr durchscheinend. Das Gewicht von Hungerthieren bestimmte ich am zweiten Tage der Verwandlung auf durchschnittlich 0,48 g, das der Futterthiere auf 0,60 g.

4. Abschneiden des Schwanzes bleibt ohne Einfluss auf die Verwandlung oder verlangsamt sie.

In zwei mit Hunger- und Futterthieren angestellten Versuchen (13 und 14) blieb die Zahl der Verwandelten bei den Unverletzten gleich der bei den Verstümmelten, denen die Hälfte des Schwanzes abgeschnitten war. Bei einem dritten Versuch (15) waren die Unverletzten im Vortheil. Merkwürdigerweise regenerirten sämmtliche Thiere den Schwanz und selbst solche, die sich schon am 1. oder 2. Tage verwandelten, hatten wenigstens die Regeneration eingeleitet. Ueber diese Regeneration hat neuerdings Fraisse[1]) Mittheilungen gemacht; ich werde meine Beobachtungen über die Regeneration der Gewebe im Froschlarvenschwanze später veröffentlichen.

Dieses Resultat ist ein Analogon zu den vergeblichen Versuchen, durch welche man künstliche Verstümmelungen zu vererben gesucht hat. Aus meinen Versuchen ergibt sich, dass solcher Eingriff nicht einmal die Entwicklung des Individuums wesentlich beeinflusst, da in meinem Falle nicht die offenbar vortheilhaftere

---

1) Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren. Cassel und Berlin, 1885.

Metamorphose, sondern nur die einfache Regeneration angestrebt wird. Wenn also diese Verstümmelungen das Individuum so wenig alteriren, so ist das Ausbleiben einer Einwirkung auf die Art noch verständlicher.

Diesen Ergebnissen füge ich noch folgendes hinzu:

5. Bei der Verwandlung kommt in der grossen Mehrzahl der Fälle **eine** vordere Extremität und zwar die **rechte** zuerst zum Vorschein.

Bei Pelobates fuscus hat Kollmann[1]) nie eine dreibeinige Larve beobachtet. Merkwürdigerweise ist es bei Rana fusca und wahrscheinlich auch bei R. esculenta Regel, dass sie entweder die rechte („Rechtser") oder die linke („Linkser") Vorderextremität zuerst zum Durchbruch bringen; die Rechtser überwiegen aber ganz ausserordentlich. Aus meinen letzten Versuchen in diesem Sommer hatte ich 100 Rana fusca gesammelt, von denen 81 Rechtser und nur 19 Linkser waren, also 4 : 1. Von einigen Rana esculenta verwandelten sich hier im Institut zwei, die beide Rechtser waren. Ich habe meine Quappen jeden Morgen und in der Regel auch jeden Abend besichtigt, traf also die Thiere fast immer in den ersten Stadien der vollständigen Metamorphose; wenn man die Metamorphose Tag und Nacht überwachen könnte oder wollte, so würde man nach meiner Ueberzeugung selten eine Larve finden, bei der beide Vorderbeine gleichzeitig zum Durchbruch kämen. Ist die eine Extremität herausgetreten, so folgt die andere in kurzer Zeit (2—8 Stunden) nach.

Diese Thatsache erklärt sich aus der anatomischen Untersuchung der Larven in den letzten Stadien der Verwandlung. Die Vorderbeine liegen fertig unter der Haut an der Kiemenhöhle und warten gewissermassen nur auf den Durchbruch (Taf. 1, Fig. 4 und 5), bei dem Vorderfuss und -arm zuerst und gleichzeitig so durch die Haut vorgeschoben werden, dass die letztere wie ein elastischer Strumpf, der am äussersten Ende fest anschliesst, das Glied umfasst; der Oberarm schiebt sich dann allmählich nach. Dieser Umstand erklärt es, dass verhältnissmässig selten beide Vorderglieder zugleich zum Vorschein kommen.

---

1) Kollmann, L'hivernage des larves de grenouilles etc. Recueil zoologique Suisse. 1. Bd. p. 75. (p. 77 Anmerkung.)

Warum aber erscheint das rechte Vorderbein unter 100 Fällen 80 Mal zuerst? Dies erklärt sich aus zwei Gründen. Erstens wird rechts, wie ich im folgenden Aufsatz genauer darthun werde, die Haut schneller resorbirt, als links, also der Durchbruch der rechten Extremität begünstigt. Zweitens ist thatsächlich in der Mehrzahl der Fälle die rechte vordere Extremität schneller ausgebildet und stärker, als die linke. Ich habe diesen Unterschied an einer sehr grossen Zahl von Larven feststellen können, auch in Taf. I, Fig. 4 durch Zeichnung veranschaulicht. (Die Photographie dieses Thieres war zu undeutlich ausgefallen.) Präparirt man bei solchen Larven beide Vorderglieder heraus, so bemerkt man, dass die einzelnen Theile derselben (Oberarm, Unterarm, Finger) rechts um ein geringes grösser sind, als links und dass auch der rechte Oberarm mit dem Unterarm schon einen stumpfen Winkel beschreibt, während die Axe der linken Vorderglieder noch eine fast ganz gerade Linie bildet. Ob überhaupt die rechte Körperseite bei diesen Thieren stärker entwickelt ist, als die linke ist schwer zu sagen, aber nach dem Befunde an den Gliedmassen wahrscheinlich. Die stärkere Entwicklung der rechten Hälfte des Scelets ist ja auch beim Menschen bekannt. Man hat auch Ursachen dafür angeführt, die aber nach meiner Ansicht keine stichhaltige Erklärung bringen. In Bezug auf Rana fusca und Rana esculenta theile ich also die bezügliche Thatsache mit, kann aber auch keine Erklärung dafür beibringen.

Zum Schluss mache ich noch auf einen Punkt aufmerksam, der die Temperaturmessungen anbetrifft. Stellt man die mittleren Wassertemperaturen der für Hunger und Futter bestimmten Gefässe zusammen, so findet man folgendes:

Mittlere Temperatur des Wassers in den Gefässen für:

Versuch	Hunger	Futter
1	19,87	19,92
2	23,10	23,09
3	22,39	22,41
4	22,38	22,41
5	17,08	17,08
6	19,50	19,50
7	18,50	18,50

Versuch	Hunger	Futter
8	18,93	19,02
9	23,36	23,41
10	20,54	20,51
11	22,85	22,87
12	22,00	22,05
Summe	250,50	250,77
Also Mitteltemperatur überhaupt	20,88	20,90

Das heisst: die Futterthiere haben den Vortheil eines sehr kleinen Wärmeüberschusses genossen. Denn wenn auch der kleine Temperaturunterschied von 0,02° C. sicherlich innerhalb der Grenzen der Beobachtungsfehler liegt, so ist die Thatsache selber dadurch glaubwürdig gemacht, dass hier das Mittel aus sehr vielen (c. 100) genauen Temperaturmessungen vorliegt. Die Thatsache erklärt sich theoretisch aus zwei Gründen. Zuerst werden nach allgemeinen physiologischen Gesetzen die gefütterten Thiere mehr Wärme produciren als die hungernden. Sodann wird das Wasser für „Futter" eine sehr geringe Tempersteigerung durch die faulenden Fleischtheile, die den Thieren als Futter dienen, erfahren müssen, denn bei der Fäulniss wird wie bei der Gährung Wärme entwickelt. In Versuch 15 hatte ich mitten zwischen die übrigen Versuchsgefässe ein Gefäss mit einer grösseren Menge faulenden Fleisches gesetzt (V. Platz). Seine Temperatur betrug im Mittel 21,54, die Mitteltemperatur der Plätze 21,53.

Wenn nun auch der Wärmeüberschuss für „Futter" minimal ist, so wird durch diesen Umstand doch die Abkürzung der Metamorphose bei den Hungerthieren in ein noch helleres Licht gestellt.

Bei den Temperaturmessungen findet sich ferner, dass die „leeren" Gefässe d. h. diejenigen, die bloss Wasser enthielten, fast durchweg eine niedrigere Wassertemperatur aufwiesen, als die andern Versuchsgefässe. Bei manchen Versuchen lag der Grund zum Theil darin, dass aus den Bruttöpfen der Einsatz herausgenommen, also die verdunstende Oberfläche etwas grösser war, als in den übrigen. Dies gilt für andere Versuche nicht, weil bei denselben gleich grosse Glaskufen verwandt wurden, oder alle Porzellanbruttöpfe absichtlich mit Einsatz versehen wurden. Man würde also aus der erwähnten Thatsache schliessen können, dass

Gefässe, die nur Wasser enthalten, eine etwas geringere Temperatur aufweisen, als solche, deren Wasser von Quappen bevölkert ist, und auch dies würde theoretischen Erwägungen entsprechen. Da aber dieser Punkt dem Gegenstande meiner Untersuchung fern liegt, so begnüge ich mich mit den gemachten Andeutungen.

(Aus dem anatomischen Laboratorium in Bonn.)

Der Hunger als förderndes Princip in der Natur.

Von

D. Barfurth.

(Hierzu Tafel I, Figur 1, 2, 4, 5.)

Im vorigen Aufsatz habe ich nachgewiesen, dass die letzten Stadien der Verwandlung bei den Froschlarven durch Hunger abgekürzt werden, dass also hier der Hunger fördernd wirkt; denn da der verwandelte Frosch erst den fertigen, möglichst vollkommenen Zustand erreicht hat, so muss jeder Umstand, der die Verwandlung auch nur um wenige Stunden beschleunigt, als fördernd bezeichnet werden[1]. Ich setze nun zunächst auseinander, in welcher Weise der Hunger diese Leistung vollbringt.

Betrachtet man die Bauchseite einer Froschlarve einige Tage, nachdem die Hinterglieder vollständig entwickelt waren, so bemerkt man mit blossem Auge oder der Loupe in der Gegend der Kiemenhöhle jederseits einen Hautwulst, unter dem beim Zappeln des Thieres eine lebhafte Bewegung stattfindet. Diese letztere geht aus von den Stummeln der Vorderglieder[2], die die Haut vor

1) „Die Rückbildung überflüssig gewordener Theile ist also Bedingung des Fortschritts." Weismann, Ueber den Rückschritt in der Natur. Freiburg, 1886. p. 5.

2) Nach Bruch ist es ein Character aller Batrachier, dass „die Vorderextremitäten vorher schon ganz fertig unter der weiten faltigen Haut der Kiemenhöhlen verborgen sind". Beiträge zur Naturgeschichte und Classification der nackten Amphibien. Würzburger naturwiss. Zeitschrift. 3. Bd. p. 181 ff. (p. 195).

sich her treiben und spannen. In weiteren Stadien sieht man dann beide Vorderglieder mit Füssen und Zehen vollständig entwickelt unter der Haut liegen (Fig. 4 und 5, Taf. I). Zugleich ist die darüber gespannte Haut immer dünner geworden und überzieht schliesslich die Vorderglieder nur noch wie ein zarter Schleier, der endlich von den Gliedern in früher beschriebener Weise durchbrochen wird. Aus diesen Beobachtungen folgt, dass die Glieder schon einige Zeit vollständig fertig sind, ehe sie die bedeckende Haut durchbrechen können. Dieser Durchbruch kann um so eher erfolgen, je schneller die Haut dünn wird und ihre Widerstandskraft verliert. Letzteres geschieht nun dadurch, dass die Elemente der Cutis resorbirt werden, und weil diese Resorption bei fastenden Thieren naturgemäss schneller vor sich geht, so ist der Hunger die Ursache, dass die letzten Stadien der Verwandlung abgekürzt werden. So erklärt sich in einfachster Weise das Resultat meiner Versuche und die paradoxe Thatsache, dass der Hunger fördernd wirken kann.

Für die Richtigkeit meiner Erklärung sprechen folgende Erwägungen und Thatsachen:

a. Der fertige Zustand des verwandelten Thieres erfordert die Resorption gewisser überflüssig gewordener Organe und Gewebe. Es müssen die Kiemen resorbirt werden, weil die schon lange angelegte Lunge ausschliesslich die Athmung besorgen soll. Der lange Darm der bisher omnivoren Larve wird zum kurzen Darm des fleischfressenden Frosches; es sind also die Elemente der Darmgewebe theilweise zu resorbiren. Der Schwanz wird beim Verlassen des Wassers überflüssig und verfällt der Rückbildung. So wird auch derjenige Theil der Haut an der Kiemenhöhle, der die Vorderglieder bedeckt, theilweise resorbirt, damit die letzteren durchbrechen und das Verlassen des Wassers ermöglichen können. Es ist nun ein einfaches physiologisches Gesetz, dass alle diese Resorptionen und die damit verbundene Verwandlung schneller erfolgen müssen, wenn das Thier hungern muss, als wenn es gefüttert wird. Denn bei längerem Hunger werden nach den Versuchen von Chossat, Bidder und Schmidt und Voit[1]) die ent-

1) Fettgewebe, Milz, Leber, Hoden, Muskeln, Knochen und Darmkanal verlieren am meisten, Gehirn, Rückenmark und Herz am wenigsten.

behrlicheren, weniger wichtigen Organe zuerst und am stärksten angegriffen und die ihnen entnommene Substanz als Nährmittel für die wichtigeren Organe verwandt. Dass die Resorption durch Hungern auffallend befördert wird, zeigt am schnellsten ein Blick auf Tafel I, Fig. 1 und 2. Man sieht sofort, dass die Rückbildung des Schwanzes, die auf Resorption beruht, bei den Hungerthieren in vier Tagen so weit vorgeschritten ist, wie bei gefütterten in fünf Tagen.

b. Dass die Beschleunigung der Metamorphose in der That mit Resorptionsvorgängen zusammenhängt, wird durch die Thatsache bewiesen, dass bei den Hungerthieren die Rechtser noch sehr viel zahlreicher sind, als bei den gefütterten. Denn gerade rechts werden auch andere Organe z. B. die Kiemen schneller resorbirt, als links, wie frühere Beobachter[1]) längst festgestellt haben. Aus der allgemeinen Uebersicht meiner Versuche (p. 19) ergibt sich, dass unter 53 dreibeinigen Hungerthieren 48 Rechtser und nur 5 Linkser waren, während sich unter 20 dreibeinigen Futterthieren 11 Rechtser und 9 Linkser fanden.

c. Die schnellere Resorption der Haut über den Vordergliedern bei Hungerthieren wird schon durch die anatomische Beobachtung, dass sie hier durchweg dünner ist, als bei den gefütterten Larven, dargethan. Man sieht das schon bei Betrachtung mit blossem Auge, weit besser mit der Loupe. Und noch eine eigenthümliche Beobachtung spricht dafür. Wenn ich der Verwandlung nahe Hungerlarven, und speciell dreibeinige, in die Conservirungsflüssigkeit[2]) brachte, so fand ich nachher sehr häufig die vorher noch deckende Haut über den Vordergliedern durchbrochen und das betreffende Glied zum Vorschein gekommen; die äusserst feine Haut hatte nach Einwirkung der Flüssigkeit der

---

Voit, Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung. Hermann's Handbuch der Physiologie. VI, I. p. 95 ff.

1) Leydig, Die anuren Batrachier p. 120. Ecker, Icones physiologicae. Tafel XXIII. Bemerkung zu Fig. XXIX. Bronn, Klassen und Ordnungen. VI, 2. Amphibien (von C. K. Hoffmann) p. 566. Nach Bruch (a. a. O. p. 197) vergehen bei allen Arten die Kiemenfranzen der rechten Seite früher, als die der linken.

2) Ich verwandte eine Mischung von Wasser 350,0, Alkohol 125,0, Glycerin 25,0.

leichten Spannung der Glieder nachgegeben. Bei gefütterten Larven habe ich diese Erscheinung seltener beobachtet.

Es ist nun sehr interessant, dass die Natur selber sich des Hungers bedient, um solche Resorption zu beschleunigen. Marie von Chauvin[1]) hat bei Urodelen gefunden, dass sie während der Metamorphose normalerweise fasten. Ebenso habe ich bei meinen Quappen der R. fusca beobachtet, dass sie in den letzten Stadien der Verwandlung, namentlich nach vollständiger Entwicklung der Hinterglieder, weniger fressen, als vorher. Demnach habe ich durch meine Versuche den natürlichen Vorgang nur gesteigert und dadurch seinen tieferen Sinn aufgedeckt.

Ein freiwilliges oder erzwungenes Fasten zum Zwecke der Resorption und Umbildung kommt auch sonst wohl in der Natur vor.

Bei der Metamorphose der Insecten wird das Fasten viel energischer und vollständiger von der Natur in Anwendung gebracht, als bei den Amphibien. Wenn die Larve nach reichlicher Nahrungsaufnahme vollständig ausgewachsen ist, nimmt sie einige Zeit vor der Verpuppung keine Nahrung mehr auf, fastet also freiwillig. Sobald dann aber die Verpuppung geschehen ist, hört alle Nahrungsaufnahme erzwungenerweise total auf, und jetzt werden alle überflüssig gewordenen Körpertheile resorbirt. Der Puppenschlaf dauert wenige Tage, mehrere Monate oder gar ein Jahr. Ueber die stattfindenden Veränderungen verdanken wir für Dipteren Weismann[2]) interessante Mittheilungen.

Bei der Larve von Musca werden „sämmtliche Organsysteme von Grund aus zerstört, um sich aus neuen Bausteinen von neuem wieder aufzubauen, sei es, dass sie in Molekel zerfallen, die sich dem Blute beimischen, wie die Hypodermis der vorderen Larvensegmente, wie sämmtliche Larvenmuskeln, viele Tracheen, der vordere Theil des Darmtractus, sei es dass sie jenen interessanten Prozess durchmachen, den ich als Histolyse bezeichnet habe, und dessen Wesen in einem Zerfall der histologischen Elemente besteht, ohne Aufgeben der Gesammtform des Organs und mit

1) Marie von Chauvin, Ueber die Verwandlung der mexicanischen Axolotl in Amblystoma. Zeitschr. f. w. Zool. 27. Bd. p. 527.

2) Weismann, Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Zeitschrift für wiss. Zoologie. 16. Bd. p. 45 ff.

nachfolgendem Neubau aus den Trümmern des Gewebes“ (p. 117). Bei diesen Vorgängen spielt (bei Musciden) der Fettkörper eine grosse Rolle. Die Puppe von Corethra unterscheidet sich wesentlich von der Muscidengruppe, weil die Larve ihrer Imago viel näher steht und nur einer geringen Vervollkommnung bedarf, um als flug- und fortpflanzungsfähiges Insect auszuschlüpfen; trotzdem werden auch bei ihr einzelne Theile überflüssig und zerfallen, während andere Organe sich durch Wucherung an einigen, Zusammenziehung und Schwund an anderen Stellen vervollkommnen; so der Darmkanal und die längst hochausgebildeten Geschlechtsorgane (p. 117). Diese beiden extremen Formen der Insectenmetamorphose unterscheiden sich auch sonst durch ihr Verhalten während des Puppenstadiums: während bei Musca das Blut nicht mehr circulirt, jede Empfindung und Bewegung aufhört, nehmen in der Puppe von Corethra alle Functionen des thierischen Lebens ihren ungestörten Fortgang. Bei beiden Formen aber hört die Aufnahme der Nahrung vollständig auf.

In ähnlicher Weise beobachtete Helm[1]) bei den Spinndrüsen der Lepidopteren einen vollständigen Zerfall. Da diese Drüsen specifische Larvenorgane sind, die das fertige Thier entbehren kann, werden sie während der Puppenperiode zerstört und resorbirt. „Die Kerne der Spinndrüse zerfallen in Theilstücke und gehen durch Verflüssigung schliesslich in das Plasma über, das sie umgibt“ (p. 466). Alle diese Zerstörungen, Verflüssigungen und Aufsaugungen geschehen nun gewissermassen unter dem Schutz des Fastens. Aus dem verfügbar gewordenen Material aber werden neue Organe des fertigen Insectes, Beine, Fühler, Flügel etc. aufgebaut.

Ein weiteres Beispiel bieten die Salmoniden während der Laichzeit. Wie Siebold schon hervorhob, nehmen alle Lachsarten kurz vor und während der Laichzeit, d. h. mehrere Wochen lang wenig oder gar keine Nahrung zu sich. Bei diesen Fischen finden sich nun im Bau der Ovarien Eigenthümlichkeiten, auf die zuerst Rathke aufmerksam gemacht hat und die später von zahlreichen Forschern[2]) bestätigt wurden. Sie bilden, wie

---

1) Helm, Ueber die Spinndrüsen der Lepidopteren. Zeitschr. f. w. Zool. 26. Bd. p. 434.

2) Z. B. Leydig, Histologie, p. 508. Waldeyer, Eierstock und Ei.

Brock[1]) sagt, „mit den Muraenoiden, Galaxiae und einigen Clupeoiden zusammen gegenüber der grossen Mehrzahl der Teleostier, welche geschlossene Eierstöcke besitzen, einen zweiten phylogenetisch unzweifelhaft niedrigeren Typus, der sich durch Offenbleiben der Eierstöcke, Mangel von Ausführungsgängen und Ersatz derselben durch Abdominalporen characterisirt." Beim Ablaichen fallen die reifen Eier einfach in die Bauchhöhle und werden von hier durch den Abdominalporus entleert. Damit nun die Eier sich loslösen können, müssen die sie einschliessenden bindegewebigen Häute, die Follikelhäute, theilweise resorbirt werden, um durch Platzen das Ei frei zu geben; es wird also ein grosser Theil des bindegewebigen Gerüstes des Eierstocks zerstört. Den Fischzüchtern ist bekannt, dass die gefangenen Laichlachse in den Behältern oft noch recht lange Zeit brauchen, bis sie zum Ablaichen „reif", d. h. bis alle Eier losgelöst sind. Die Resorption der Follikelhäute nun wird durch das freiwillige Fasten der Thiere befördert.

Noch viel schlagender gestaltet sich die Anwendung desselben Princips bei der zeitweilig sterilen Form des Rheinlachses, dem sogenannten Wintersalm. Wie die Beobachtungen von His, mir und Miescher darthun, und wie besonders der letztere durch

p. 77, 79. His, Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen, p. 25, 33. Brock, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morphol. Jahrbuch. 4. Bd. p. 505 ff. (p. 540).

1) Brock, Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muraenoiden. Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel. 2. Bd. p. 415 ff. (p. 456).

Anm. Nach Vollendung meiner Arbeit erschien die schöne Untersuchung von Max Weber über „Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische." (Morphol. Jahrbuch. 12. Bd. p. 366 ff.) Weber kommt zu dem Schlusse, dass ganz allgemein die sog. Oviducte der Teleostei eigentlich diesen Namen nicht verdienen, da sie mit Müller'schen Gängen nichts zu thun haben, sondern abgeschnürte Theile des hinteren Endes der primitiven Bauchhöhle sind. Geschah diese Abschnürung nur sehr unvollständig, so resultirte hieraus der Peritonaltrichter der Salmoniden; geschah sie vollständiger, so bildete sich der „Oviduct" der übrigen Teleostei. Der Geschlechtsporus, durch den die Eier entleert werden, ist bei den Teleostei mit geschlossenem Ovarium homolog mit dem Porus genitalis der Salmoniden (p. 398).

sorgfältige Gewichtsbestimmungen nachwies, entwickelt der Wintersalm seine Geschlechtsorgane im Rhein auf Kosten des Fettes und Eiweisses, welches er sich im Meer angemästet hat. Die im Spätherbst mohnkorngrossen Eier des Fisches werden im Laufe der nachfolgenden allmählich erbsengross, während zugleich der Körper, namentlich der Rumpfmuskel, entsprechend Eiweiss und Fett verliert. Während seines ganzen Aufenthalts im Rhein aber, d. h. nach Miescher 8—15 Monate lang, nimmt der Wintersalm keinerlei Nahrung zu sich. Die gewaltigen Resorptionen und Umbildungen, die während dieser Zeit im Körper des Thieres vor sich gehen, geschehen also bei vollständiger Inanition.

Weiterhin kommt dasselbe Princip bei Krankheiten zur Geltung. Bei Pneumonien, Pleuritiden, Abscessen etc. erzeugen die krankhaften Exsudate Fieber und damit Appetitlosigkeit. Die freiwillige Inanition (Fieberdiät) muss die Resorption der schädlichen Stoffe und damit die Heilung befördern.

Die angeführten Beispiele beweisen, dass die Natur sich sogar des sonst von ihr so verabscheuten Hungerns zur Erreichung ihrer Zwecke zu bedienen weiss. In allen diesen Fällen kommt das Pflüger'sche[1]) „allgemeine Princip der Selbststeuerung der lebendigen Natur“ zur Geltung. „Die Ursache jeden Bedürfnisses eines lebendigen Wesens ist zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses“[2]). In der Ursache des mangelhaften Zustandes liegt zugleich die Ursache der Abhülfe.

---

1) Pflüger, Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Pflüger's Archiv. 15. Bd. p. 57 ff. und 29. Bd. p. 28.

2) Pflüger, a. a. O. (15. Bd.) p. 76.

(Aus dem anatomischen Laboratorium in Bonn.)

Die Rückbildung des Froschlarvenschwanzes und die sogenannten Sarcoplasten.

Von

D. Barfurth.

Hierzu Tafel I und II.

Es ist noch nicht so sehr viel Zeit verflossen, seit man über das Verhalten des Froschlarvenschwanzes bei Verwandlung der Larve zum fertigen Thier sicheres weiss; namhafte Zoologen liessen noch vor wenigen Decennien den Schwanz einfach „abwerfen". Nunmehr aber ist allgemein bekannt, dass er einer Rückbildung unterliegt, die von den Zoologen auch wohl als Schrumpfung oder Verkümmerung bezeichnet wird.

Diese Rückbildung (Obliteration) ganzer Organe findet beim Uebergang aus dem embryonalen in den fertigen Zustand im Gebiete der Wirbelthiere bekanntlich ganz allgemein statt und sie hat ein grosses Interesse, weil hier offenbar keine pathologischen, sondern anatomisch-physiologische Veränderungen im Organ und seinen Geweben zur Erscheinung kommen. Der Froschlarvenschwanz bietet nun für das Studium dieser Veränderungen ein günstiges und leicht zugängliches Object, und ich liefere im Folgenden einen kleinen Beitrag zur Aufklärung derselben.

Sobald bei Froschlarven die Vorderbeine zum Vorschein gekommen sind, zeigen sich am Schwanze makroskopisch auffallende Veränderungen. Die Schwanzspitze schrumpft zuerst ein und erscheint gegen einen hellen Untergrund (Porzellan) ganz schwarz, während sie vorher wie das ganze Organ durchscheinend war. Auch der helle zarte Saum des Schwanzes ist einge-

schrumpft, bleibt aber durchscheinend; das muskulöse Mittelstück tritt jetzt stark hervor. Das Durchbrechen der Vorderglieder trifft mit dem Einschrumpfen der Schwanzspitze so genau zusammen, dass man immer wieder darüber erstaunt. Wenn ich die schwarze eingeschrumpfte Schwanzspitze sah, konnte ich schon von vornherein sicher sein, dass nun auch die Vorderbeine durchgebrochen wären (Tafel I, Fig. 1 a und 2 a). Schon am zweiten Tage nach dem Erscheinen der Vorglieder ist die Schrumpfung soweit gediehen, dass fast nur noch das starke Mittelstück des Schwanzes zu sehen ist (Tafel I, Fig. 1 b, 2 b). In diesem, wie überhaupt in allen Stadien der Rückbildung, wird immer die Schwanzspitze und der Schwanzsaum am stärksten angegriffen. Den weiteren Verlauf der Rückbildung zeigen Fig. 1, c—d und Fig. 2 c, d, Tafel I. Bei den Hungerthieren geschieht naturgemäss die Rückbildung schneller und ist am 4. Tage so weit vorgeschritten, wie am 5. Tage bei den gefütterten.

Auffallend bleibt dabei stets, dass die Epidermis bei dem ganzen Vorgang intakt bleibt und stets als feste Hülle das ganze Organ bedeckt. Diese Eigenthümlichkeit ist physiologisch wichtig. Nussbaum[1]) hat beobachtet, dass Thiere mit künstlich verletzter Epidermis fast regelmässig abstarben, wenn sie in dem stets etwas verunreinigten Wasser der Infection ausgesetzt waren. Dieser Gefahr wird durch die Integrität der Epidermis vorgebeugt.

Ausserdem ist die glänzend schwarze Farbe der Epidermis sehr auffallend; wir werden gleich sehen, dass sie einer ungewöhnlich starken Ansammlung von Pigmentzellen in der Epidermis und Cutis ihren Ursprung verdankt.

Als letzten Rest des Schwanzes findet man etwa am 5. Tage einen wenige Millimeter langen, zugespitzten und glänzend schwarzen Stummel.

Schon sehr bald nach dem Durchbruch der Vorderglieder bemerkt man, dass die Thiere sich des Schwanzes zum Schwimmen wenig oder gar nicht mehr bedienen; sie rudern mit den Beinen. Setzt man sie auf's Trockene, so hüpfen sie fort, selbst wenn der Schwanz noch etwa 2 cm lang ist. Es ist charakteristisch, dass

---

1) Nach mündlicher Mittheilung. Vgl. auch: Peters, Ueber die Regeneration des Epithels der Cornea. Bonn, 1885. Dissertation p. 14.

auch in diesem Falle die Obliteration mit dem Nichtgebrauch des Organs Hand in Hand geht.

Für die mikroskopische Untersuchung habe ich dann die Thiere theils mit Flemming's Mischung, theils mit absolutem Alkohol und verdünnter Chromsäure behandelt, die Schwänze in Celloidin eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten. Oft habe ich die Schwänze in toto oder auch die Schnitte mit Hämatoxylin gefärbt, die Präparate aus Flemming's Mischung aber in der Regel ungefärbt untersucht, da dies viele Vortheile bietet.

Ein Schnitt durch einen in Rückbildung begriffenen Schwanz (2. Tag der Rückbildung) ist in Figur 9 auf Tafel II dargestellt. Einen Schnitt durch den normalen Schwanz einer Froschlarve hat Hensen[1]) Tafel VIII, Fig. 1 in Bd. 4 dieses Archivs gezeichnet; er möge zum Vergleich zwischen normalen und in Rückbildung begriffenen Geweben dienen.

Ich schildere nun das Verhalten der einzelnen Gewebe bei der Resorption des Schwanzes in aller Kürze.

1. Haut.

Ueber den allgemeinen Bau derselben findet man Näheres bei Leydig (Histologie, p. 78 ff.), Stieda (Ueber den Bau der Haut des Frosches; Archiv f. Anatomie, Physiologie etc. 1865. p. 52 (p. 54 ff.) u. a.

Die Cuticula, über deren Bildung und Beschaffenheit Leydig[2]), F. E. Schulze[3]) und Eberth[4]) genaue Mitthei-

---

1) Hensen, Ueber die Nerven im Schwanz der Froschlarven. D. Archiv. Bd. 4. p. 111 ff. Siehe auch: Hensen, Ueber die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarve. Virchow's Archiv. 31. Bd. p. 51 ff.

2) Leydig, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. D. Archiv. 12. Bd. p. 119 ff. Sehr treffend sind die Erörterungen Leydig's über das Zustandekommen cuticularer Bildungen überhaupt p. 131 ff. Die früheren Angaben Leydig's s. p. 130; ebenda andere historische Mittheilungen.

3) F. E. Schulze, Ueber cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbelthieren. D. Archiv. 5. Bd. p. 295 ff.

4) Eberth, Zur Untersuchung der Gewebe im Schwanze der Froschlarven. D. Archiv. 2. Bd. p. 490 ff.

lungen gemacht haben, bleibt während der Rückbildung des Schwanzes erhalten; sie bildet in der Regel eine continuirliche Schicht und ist namentlich in den letzten Stadien häufig verdickt (Tafel I, Fig. 6 c). An dem von mir gezeichneten Stück der Cuticula machen sich beim Vergleich mit Eberth's sehr genauen und zuverlässigen Beobachtungen an der normalen Cuticula zwei Abweichungen bemerkbar. Verglichen mit den Zellen, von denen die Bildung der Cuticula ausgeht, ist die letztere ungewöhnlich stark. Ferner ist die Streifung der Cuticula, die nach Eberth von glänzenden Stäbchen mit knopfförmiger Anschwellung nach aussen bedingt wird, nicht sichtbar. Dass ich diese Eigenthümlichkeiten an meinen Präparaten nicht fand, schreibe ich den Veränderungen zu, die durch die Rückbildung bedingt sind; wie Eberth[1]) selber bemerkt, finden sie sich nur in einer gewissen Larvenperiode, die mit der vollendeten Trennung der Epidermis in zwei Schichten beginnt und fast bis zum Durchbruch der vorderen Extremitäten dauert.

Die Epidermis besteht normaler Weise aus zwei Schichten, deren obere Zellen kurz, prismatisch (Eberth), vielfach aber abgeplattet sind, wie es Kölliker[2]) auch von jüngeren Larven angibt. Die untere Schicht setzt sich aus keulenförmigen Zellen zusammen, deren verjüngtes Ende unten der Basalmembran aufsitzt. Die eigenthümlichen, von Eberth gefundenen Körper in letzteren Zellen, die bald gebogenen Spindeln, bald Stäben, bald offenen oder geschlossenen Ringen und bald kugligen Ballen (p. 499) gleichen, sind in meinen Stadien fast ganz verschwunden. Eine sehr merkwürdige Beobachtung über diese Körper möchte ich aber hier mittheilen: In den jungen Epidermiszellen regenerirter Schwänze waren sie leicht wahrzunehmen, in den weiter nach dem Körper zu liegenden alten Zellen desselben Präparates fehlten sie; die Präparate stammten von vierbeinigen Larven, die den abgeschnittenen Schwanz regenerirt hatten. In den Epidermiszellen beider Lagen fand ich bei vorgeschrittener

---

1) Eberth, a. a. O. p. 497.

2) Kölliker, Stiftchenzellen in der Epidermis von Froschlarven. Zool. Anzeiger 1885. p. 439 ff. (p. 440).

Degeneration mehr oder weniger glänzende Körnchen und Schollen, die als Producte regressiver Metamorphose anzusprechen sind. Auch die von Leydig[1]) erwähnten Hohlräume und Lücken, die in absterbenden Epidermiszellen auftreten, habe ich oftmals wahrgenommen. Besonders hervorheben will ich aber noch, dass die Epidermiszellen von den allerersten Stadien der Rückbildung des Schwanzes an deutlich geschrumpft sind; sie sind kleiner als die normalen Zellen und haben ein runzliches, faltiges Aussehen.

Die von Kölliker[2]) beschriebenen Stiftchenzellen, die als solche wohl nur bei jüngeren Larven vorkommen und sich nach Leydig[3]) in einzellige Hautdrüsen bei jungen Fröschchen mit Stummelschwanz umbilden, habe ich an meinen conservirten Larven nicht mit hinreichender Sicherheit beobachten können; dasselbe gilt von den Leydig'schen Byssuszellen, die ich an Larven der Rana esculenta vom September nach Leydigs Beschreibung[4]) sehr wohl auffinden konnte.

Die Zellen der Epidermis liegen im degenerirenden Schwanz scheinbar fest aneinander, weil die Intercellularsubstanz in Folge der allgemeinen Schrumpfung in der That abgenommen hat. Trotzdem sind noch Intercellularräume vorhanden, wie Leydig[5]) richtig vorausgesetzt hat. In dem Figur 6, Tafel I dargestellten Hautstück sieht man, wie sich Fortsätze der pigmentirten Zellen (Leydig's Chromatophoren[6])) zwischen die Epithelzellen bis zur Cuticula vordrängen.

Die in der Epidermis liegenden verzweigten Pigmentzellen, die als Leydig'sche Chromatophoren aufzufassen sind, finden sich während aller Stadien der Rückbildung, und zwar eher vermehrt, als vermindert. Dasselbe gilt von den tiefer in der Cutis oder durch das noch tiefer liegende Gewebe verbreitet liegenden

---

1) Leydig, Lehrbuch der Histologie. p. 449 und dieses Archiv 12. Bd. p. 143.

2) Kölliker, a. a. O. p. 439.

3) Leydig, Stiftchenzellen in der Oberhaut von Batrachierlarven. Zool. Anzeiger 1885. p. 749 ff. (p. 750). S. auch: Zelle und Gewebe. Bonn 1885. p. 103.

4) Leydig, Stiftchenzellen etc. Zool. Anzeiger 1885. p. 750. Anm. 2.

5) Leydig, Zoologischer Anzeiger 1885. p. 751.

6) Leydig, Histologie p. 97. S. auch: Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. D. Archiv. 12. Bd. p. 148.

Pigmentzellen, die meist einfach kuglig, elliptisch oder unregelmässig plump geformt sind. Vom 3. bis 5. Tage der Atrophie des Schwanzes sind sie sicherlich vermehrt und erzeugen durch ihre massenhafte Anhäufung das glänzend schwarze Aussehen des schrumpfenden Schwanzes (Fig. 6, Tafel I). Auffallend ist mir gewesen, dass ich in demselben Präparate auch ausserhalb der Zellen schwarze oder schwarzbraune Körnchen fand, die von durch Osmiumsäure geschwärzten Fettkörnchen wohl zu unterscheiden waren. Mich hat diese Beobachtung an die den pathologischen Anatomen bekannte „Pigmententartung“ errinnert.

Während gewöhnlich die schrumpfende Epidermis aus zwei Zellschichten besteht, habe ich an mehreren Präparaten von degenerirenden Schwänzen nur eine einzige Zellschicht wahrgenommen. Eine Täuschung ist hierbei vollkommen ausgeschlossen, denn ein schräger Schnitt kann wohl aus einer Schicht scheinbar mehrere machen, eine einfache Schicht der Bilder muss aber immer dem natürlichen Sachverhalt entsprechen. In diesem Falle waren die Epidermiszellen oval und kehrten die längere Axe nach aussen (Fig. 9, Tafel II, an vielen Stellen); die Cuticula war vorhanden, von einem Nachschub junger Zellen nichts zu sehen. Ich habe mir die Erscheinung so erklärt, dass der dem Untergang verfallene Schwanz das vorhandene Zellenmaterial aufbraucht, aber für Nachwuchs und Ersatz nicht mehr sorgt und den Grund dafür in der unzureichenden Ernährung gesucht. So sieht auch Pfitzner (Zur pathologischen Anatomie des Zellkerns. Virchow's Archiv, 103. Bd., p. 275 ff.) den Grund dafür, dass die Zellen in den nächsttiefen Lagen einer Epidermis es nicht mehr zu einer Vermehrung bringen, in der verminderten Intensität der Ernährung.

Ich muss aber betonen, dass die Einschichtigkeit der Epidermis nicht die Regel war, denn ich habe gerade an Schwänzen vom 4. Tage der Rückbildung beide Zellschichten der Epidermis durchweg gefunden; auch war hier die ganze Epidermis eher verdickt durch die Einwanderung weisser Blutkörperchen.

Die unter der normalen Epidermis vorhandene Basalmembran (Eberth, Hensen) ist im degenerirenden Schwanz geschrumpft und zeigt eine cuticularähnliche Structur.

Drüsen[1]) habe ich in der Epidermis öfter gefunden; am

1) Vgl. dazu: Leydig, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Am-

leichtesten trifft man sie bei jungen Fröschchen, deren Schwanz schon fast resorbirt ist, in der Nähe des Steissbeins. In Figur 6 habe ich eine solche genau nach der Natur gezeichnet; der ausführende Theil ist vom Schnitt nicht getroffen; der Inhalt besteht aus kugligen und scholligen Massen, die sich in Osmiumsäure nicht schwärzen und einen leichten Glanz zeigen, also wohl aus geronnenem Schleim bestehen.

Was die Lederhaut (Cutis) anbetrifft, so findet man allgemein bei der Rückbildung eine Abnahme der Fasern und eine Zunahme der Kerne (Zellen) in derselben. In den letzten Stadien der Atrophie des Schwanzes ist diese Eigenthümlichkeit so ausgeprägt, dass das ganze Gewebe fast nur aus Zellen besteht. Da wir dieser Wucherung von Zellen und Kernen auch bei den Muskeln wieder begegnen werden, so mag hier auf Flemming's [1]) Beobachtung aufmerksam gemacht werden, dass auch bei der Ausleerung der Fettlager in Carenz und Krankheit Kernvermehrungen und Wucherungen der Fettzellen auftreten können.

Ich nehme hier Veranlassung, das eigenthümliche Verhalten der weissen Blutkörperchen bei der Rückbildung des Schwanzes kurz zu besprechen.

Bekanntlich treten diese „Allerweltszellen", wie Waldeyer sie einmal treffend nennt, bei der Rückbilduug von Organen und Geweben überall massenhaft auf, um sich an der Fortschaffung und Zerstörung des Materials zu betheiligen. Sieht man von den Bacterien, die ja auch von den Leukocyten vernichtet werden, ab, so sind wohl alle Forscher im Grunde darüber einig, dass die weissen Blutkörperchen nur die Zerstörung schon abgestorbener, als Fremdkörper wirkender Gewebe und Elemente befördern können, während sie mit gleicher vitaler Energie begabten Zellen nichts anzuhaben vermögen. Von einer Zusammenstellung der hierher

---

phibien. D. Archiv. 12. Bd., wo man über die verschiedenen Arten von Drüsen, ihren histologischen Bau und ihr Secret Auskunft findet. Ferner: Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Morphol. Jahrbuch, 2. Bd. und die schon erwähnten Mittheilungon in „Zelle und Gewebe", „Zoolog. Anzeiger" u. a.

1) Flemming, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Bindegewebes. D. Archiv. 12. Bd. p. 391 ff. (p. 501). Die verschiedenen Arten der Atrophie des Fettgewebes hat Flemming p. 464 angegeben.

gehörenden Litteraturangaben muss ich hier Abstand nehmen; ich beschränke mich auf mein Object und auf die diesbezüglichen Angaben Metschnikoff's [1]). Dieser Forscher nennt Phagocyten allgemein „solche Zellen, welche im Stande sind, in ihr Inneres feste Nahrung aufzunehmen und nach Möglichkeit zu verdauen." Obgleich nun hier jedenfalls keine eigentliche „Verdauung" [2]) vorliegt, so ist doch verständlich, in welchem Sinne Metschnikoff diesen Ausdruck aufgefasst wissen will. Metschnikoff konnte nun im Schwanze von Bombinatorlarven constatiren, dass im Beginne der Metamorphose neben einigen Schwanzmuskeln amöboide Zellen sich anhäufen, welche allmählich ganze Stücke von Primitivbündeln umwickeln, um sie dann vollständig aufzufressen. Einige Zeit behalten die Muskelbruchstücke noch ihre normale Structur bei; die Querstreifung geht aber später verloren und sie zerfallen allmählich in rundliche stark lichtbrechende Körper" (p. 561). Von den ersten Stadien der Atrophie an findet er im Schwanze der Batrachierlarven „eine grosse Anzahl amoeboider Zellen, in deren Innerm ganze Stücke von Nervenfasern und Muskelprimitivbündeln enthalten sind". In der Leibeshöhle finden sich Amoeboidzellen, „die aber keine Muskelfragmente, sondern nur rundliche Körper enthielten".

Die Beobachtungen Metschnikoff's kann ich nur bestätigen: Die Leukocyten finden sich vom Beginn der Rückbildung an in allen Geweben, um sich an der Zerstörung und Fortschaffung des Materials zu betheiligen. Wie aus meinen Zeichnungen hervorgeht, habe ich zwar die Bruchstücke der Elemente selber in den Zellen selten beobachtet, sondern in der Regel nur die durch fettige Degeneration schon veränderten Reste gesehen; das liegt aber daran, dass ich Präparate vor mir hatte, in denen die Rückbildung überhaupt schon weiter vorgeschritten war; ausserdem hat M. hauptsächlich oder allein an frischem, ich an conservirtem Material gearbeitet.

Was nun die weissen Blutkörperchen in ihrem Verhalten zur Haut anbetrifft, so finde ich in den ersten Tagen nach vollendeter

---

1) Metschnikoff, Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere. Biolog. Centralblatt. 3. Bd. p. 560 ff.

2) Krukenberg (Die eigenartigen Methoden der chemischen Physiologie. Heidelberg, 1885. p. 19) hat schon die Auffassung M.'s widerlegt.

Metamorphose zwischen den Epidermiszellen keine Leukocyten, wohl aber sind sie im Gewebe der Cutis sehr zahlreich vorhanden. In den letzten Stadien der Rückbildung beobachtet man sie auch zwischen den Zellen der Epidermis, die sie auseinanderdrängen. (Tafel I, Figur 6). Im Innern derselben finden sich kleinere und grössere durch Osmiumsäure geschwärzte Fettkügelchen vor, in denen ich Zerfallsproducte der von ihnen aufgenommenen Gewebsbruchstücke sehe. Ueber das Verhalten der Leukocyten zu den Muskeln werde ich weiter unten sprechen; ebenso kann die Ursache der Atrophie des Schwanzes überhaupt erst zum Schluss im Zusammenhang erörtert werden.

2. Gefässe.

Grössere Gefässe finden sich im degenerirenden Schwanze bis zu den letzten Stadien (Tafel II, Fig. 9 g). Sehr wichtig ist dagegen, dass die kleineren Gefässverzweigungen und die Capillaren sehr bald obliteriren. In der geschrumpften Schwanzspitze findet man keine Capillaren mehr, oder man sieht Erscheinungen, wie sie neuerdings S. Mayer[1]) sorgfältig beobachtet und beschrieben hat: gewisse Theile der Capillaren werden durch Rückbildung aus der normalen Circulation ausgeschaltet.

Präparate aus den letzten Stadien der Rückbildung (4. Tag) zeigen noch etwas Eigenthümliches: ausser der grossen Menge von Leukocyten findet man in der Nähe grösserer Gefässstämme ausgewanderte rothe Blutkörperchen in grösseren und kleineren Haufen. Hier hat also eine „passive Diapedesis“ (Metschnikoff) aus der degenerirten Gefässwandung stattgefunden. Diese ausgetretenen rothen Blutkörperchen werden von Leukocyten aufgenommen oder zerfallen in kleinere Bruchstücke, die wie das übrige Material der Verflüssigung und Resorption unterliegen.

3. Nerven.

Im normalen Schwanze ist das Centralnervensystem durch das Rückenmark vertreten, welches ein Epithelialrohr (Leydig)

1) S. Mayer, Ueber die blutleeren Gefässe im Schwanze der Batrachierlarven. Sitzungsberichte der Kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Klasse. III. Abth. 91. Bd. p. 204 ff.

bildet und in eine rundliche oder kegelförmige Spitze ausläuft[1]). Bei älteren Larven ist diese Spitze nach Hensen[2]) etwas verbreitert und zeigt einzelne feine Zellenausläufer.

Während der Atrophie des Schwanzes wird, wie schon Götte hervorhebt, auch das Rückenmark verkürzt, aber es ist sehr bemerkenswerth, dass dasselbe bis dicht vor der immer mehr schrumpfenden Spitze stets seine normale Structur mit lebenskräftigen Epithelialzellen und offenem Centralkanal behält. Dies weist deutlich darauf hin, dass seine Funktion auch in dem degenerirenden Schwanze noch nicht entbehrt werden kann.

Ueber die vom Rückenmark ausgehenden Spinalganglien, Ganglienzellen und Nerven hat Hensen[3]) Mittheilungen gemacht, die ich nur bestätigen kann. In dem Tafel II, Fig. 9 gezeichneten Querschnitt sieht man links neben dem Rückenmark einige Zellen, die vielleicht Ganglienzellen sind. Diese verlieren nach dem Ende des Rückenmarks zu immer mehr den Habitus der Ganglienzellen (Hensen p. 118), während zugleich die Nervenfasern immer feiner und marklos werden.

Ueber die Art wie die Nervenfasern zu Grunde gehen, kann ich nicht viel mittheilen. Nach Metschnikoff werden sie von den Phagocyten gefressen (p. 561) und ich bin überzeugt, dass diese Art des Untergangs häufig vorkommt. Ob daneben nicht noch ein Absterben durch Gerinnung mit nachfolgender Degeneration und Resorption, wie es Courvoisier[4]) experimentell hervorgerufen hat, vorkommt, muss ich dahingestellt sein lassen. Die feinsten Nervenfasern im Froschlarvenschwanz sind bekanntlich marklos, laufen also in Axencylinder aus und ich konnte durch Vergleichung

---

1) Götte, Die Entwicklungsgeschichte der Unke p. 275. Tafel XII. Fig. 213.

2) Hensen, Ueber die Nerven im Schwanz der Froschlarven p. 119. D. Archiv. 4. Bd.

3) Hensen, a. a. O. p. 118 und Virchow's Archiv, 31. Bd. p. 58. S. auch Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 4. Auflage 1863. p. 361. Leydig, Schwanzflosse, Tastkörperchen und Endorgane der Nerven bei Batrachiern. D. Archiv. 12. Bd. p. 511. Die reiche Literatur findet man bei Courvoisier, Ueber die Zellen der Spinalganglien, sowie des Sympathicus beim Frosch. D. Archiv. 4. Bd. p. 125 ff. (p. 31).

4) Courvoisier, Beobachtungen über den sympathischen Grenzstrang. D. Archiv. 2. Bd. p. 13 ff. (p. 31).

nur feststellen, dass diese bei der Atrophie sehr schnell verschwinden; ebenso fand auch Courvoisier, dass der Axencylinder noch vor der völligen Resorption der Fette (des Markes) verschwindet. Die Courvoisier'schen „Degenerationskügelchen" habe ich bei dieser Art des Untergangs bis jetzt nicht finden können. Auffallend ist mir gewesen, dass das Mark der Fasern selbst in grösseren Nervenstämmen sich durch Osmiumsäure nicht schwärzt, sondern nur leicht bräunt, während es bei erwachsenen Fröschen schwarz wird. Zur Erklärung muss ich annehmen, dass in der Gegend des Schwanzes (unteres Drittel), der die Schnitte entnommen waren, das Mark schon anfängt zu verschwinden [1]), oder dass die Atrophie des ganzen Organs auch die Beschaffenheit des Markes schon verändert hatte.

Degenerative Veränderungen an den Zellen des Rückenmarks habe ich in den letzten Stadien der Atrophie beobachten können; schon früher sah ich, dass sich Leukocyten zwischen die Zellen des Rückenmarks vordrängten (Tafel II, Fig. 9 rm). Später werden die Zellgrenzen undeutlich, der Zellkern verschwindet, der Inhalt der Zellen erscheint getrübt, zahlreiche, durch Osmiumsäure gebräunte Körnchen treten auf. Ausserdem sieht man jetzt viele Pigmentzellen eingelagert.

4. Chorda dorsalis.

Wie das ganze derbere Mittelstück erhält sich die Chorda am längsten, während die Seitenplatten des Schwanzes schon lange atrophirt sind. Die Schrumpfung beginnt an der Spitze dadurch, dass die grossen hellen Fachwerke des inneren Stranges (Gallertkörper), die schon lange ihre zellige Natur verloren haben [2]), kleiner werden, wobei zugleich die Scheidewände sich etwas verdicken. Dabei schrumpfen zugleich die Hüllen des Gallertkörpers, die innere Chordascheide mit der protoplasmatischen Rindenschicht und die äussere Chordascheide, so zusammen, dass die Differenzirung der einzelnen Schichten verschwindet. Alle zusammen bilden eine cuticularähnliche Hülle, in der noch einzelne Kerne sichtbar sind. Am 4. Tage der Rückbildung ist die glasige Structur des Gallert-

---

1) Vgl. Hensen, D. Archiv. 4. Bd. p. 118.

2) Götte, a. a. O. p. 355. Bei demselben (p. 336 ff.) auch Historisches über die einschlägige Literatur.

körpers ganz verschwunden; man sieht noch einzelne verdickte Balken im Innern, zwischen denen sich mehr oder weniger glänzende, unregelmässig geformte Schollen und Körner anhäufen. Die ganze Umhüllung des Gallertkörpers bildet jetzt eine homogen erscheinende, glasige Masse, die nach dem Inneren zu vielfach gefaltet ist. In diese Falten drängen sich überall Leukocyten vor, die aber durch die noch feste Hülle an der Einwanderung in den Gallertkörper verhindert werden.

Schnitte durch den Schwanzstummel in diesen Stadien der Rückbildung treffen nun zugleich ein anderes Organ, welches sich an gefärbten Präparaten äusserst schön abhebt: das Steissbein. Während sich die übrigen Gewebe in diesem Theile des atrophirenden Schwanzes nur wenig oder gar nicht färben, tritt die Schnittfläche des äussersten Endes des Steissbeins, dessen Bildung Gegenbaur[1]) ausführlich beschreibt, als stark gefärbter Kreis hervor, in dem jugendfrische, oft mit Mitosen versehene Zellen dicht an einander liegen. An dieser Stelle hat man absterbende und bleibende Gewebe, Tod und Leben, nebeneinander.

5. Muskeln und sogenannte Sarcoplasten.

Die quergestreifte Muskulatur des Schwanzes bildet die Hauptmasse des ganzen Gewebes und ihre Rückbildung ist desshalb von hervorragender Wichtigkeit. Einem besonderen Umstande ist es zuzuschreiben, dass diese Rückbildung auch zuerst studirt worden ist.

Bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Muskelfasern fand nämlich Margo[2]) in den Rückenmuskeln von Frosch- und Krötenlarven und von jungen Fröschchen „rundliche, rundlich-ovale oder cylindrische mit abgerundeten Enden versehene Körperchen“, die meist deutliche Querstreifen, stark markirte Contouren, grosse Lichtbrechungskraft und in ihrem Innern ein oder zwei lichte, rundliche Bläschen bergen. Margo nannte diese Körperchen „Sarcoplasten“, weil er in ihnen Muskelelemente in mittlerer Ent-

---

1) Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. 1862.

2) Margo, Neue Untersuchungen über die Entwickelung, das Wachsthum, die Neubildung und den feineren Bau der Muskelfasern. Denkschriften der Kaiserl. Akademie der Wissensch. 20. Bd. Wien, 1862.

wicklungsstufe sah, die in fortschreitender Metamorphose zu wirklichen, quergestreiften Muskelfasern würden.

In jüngster Zeit nahm Paneth[1]) diese Studien an älteren Froschlarven und kleinen Fröschen wieder auf, und fand dieselben von Margo beschriebenen Körperchen in Form einer Kugel bis zu der einer langgestreckten „Wurst“ in Spalträumen zwischen fertigen Muskelfasern und in bindegewebigen Platten; sie verhalten sich ganz wie contractile Substanz, auch wenn sie keine Querstreifung zeigen. Sie liegen im Innern von membranlosen Zellen; der Kern der Zelle liegt neben ihnen, nicht wie Margo geglaubt hatte, in ihnen.

Während Margo in den Sarcoplasten Zellen sah, betrachtet sie Paneth als Theile (Producte) von Zellen. Paneth glaubt, dass Zellen, die bei der ersten embryonalen Differenzirung der Gewebe übrig blieben, nachträglich wachsen und in ihrem Innern, wahrscheinlich zu wiederholten Malen, contractile Substanz ablagern. Eine Kerntheilung ohne Karyokinese findet statt. Die Sarcoplasten wachsen in die Länge gleichzeitig mit den Zellen, in denen sie liegen; sie verschmelzen schliesslich zur Bildung einer quergestreiften Muskelfaser. Dieser Vorgang findet nach Paneth in späteren Stadien der embryonalen Entwicklung von Wirbelthieren constant und regelmässig statt[2]).

Während Margo und Paneth die Möglichkeit, dass die Sarcoplasten keine Neubildner von Muskelfasern, sondern vielmehr Zerfallsproducte solcher seien, zurückgewiesen hatten, erklärte darauf Sigmund Mayer[3]), „dass dieselben sammt den Zellen oder zellenartigen Körpern“, an denen oder in denen sie liegen, Producte eines Zerfalls normaler, quergestreifter Muskelfasern darstellen“ (p. 235).

Meinerseits muss ich S. Mayer zustimmen und werde den von ihm vorgeschlagenen Namen „Sarcolyten“ für die fraglichen Gebilde annehmen.

---

1) Paneth, Die Entwicklung von quergestreiften Muskelfasern aus Sarcoplasten. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. 92. Bd. III. Abth. 1885. Biologisches Centralblatt 5. Bd. p. 661 ff.

2) Paneth, Biol. Centralblatt 5. Bd. p. 662 (Autoreferat).

3) S. Mayer, Die sogenannten Sarcoplasten. Anatomischer Anzeiger. 1. Bd. p. 231 ff.

Was die Methode meiner Untersuchung anbetrifft, so ergänzt sie die von Mayer angewandte, der sich auf das Studium des frischen Materials (in 0,5% ClNa) und einiger Schnitte nach Härtung in Alkohol beschränkte. Ich habe die Präparate nach Härtung in absolutem Alkohol, verdünnter Osmiumsäure, Flemming'scher Osmium-Chrom-Essigsäure und nach Färbung mit Alauncarmin und Hämatoxylin untersucht; am characteristischsten waren die Präparate aus Flemming'scher Mischung ohne weitere Färbung.

Was die Beschreibung der Sarcolyten anbetrifft, so kann ich einfach auf die Angaben Margo's, Paneth's und Mayer's verweisen. Die von mir angewandte Schnittmethode hat den Vortheil, dass sie die Gebilde in situ, d. h. genau an dem Ort zeigt, wo sie liegen und entstanden sind. Dieser Ort ist die quergestreifte Muskelfaser innerhalb des Sarcolemmaschlauchs; ausserhalb desselben habe ich sie wenigstens in den von mir genauer studirten Stadien der Rückbildung der Schwanzmuskulatur nicht gefunden. Dass sie nach Zerstörung des Sarcolemms auch anderswo sich finden, will ich nicht in Abrede stellen[1]). Die Sarcolyten erscheinen bezeichnenderweise sowohl auf Längs- als auf Querschnitten in ihrer eigenthümlichen Form, was darauf hinweist, dass sie nicht nach einer bestimmten Richtung geordnet, sondern wirr durch einander innerhalb des Sarcolemmaschlauches liegen. Die meisten zeigen deutliche Querstreifung; die Zellen oder zellenartigen Körper[2]), an denen oder in denen sie liegen, traten in meinen Präparaten nicht hervor, was wohl an der Art der Behandlung liegen mag. Besonders wichtig ist nun aber, dass die Flemming'sche Mischung (Osmiumsäure!) deutlich die fettige Degeneration innerhalb der Muskelfaser und auch der Sar-

---

1) Hierin weiche ich also von Paneth ab, der die Sarcoplasten nie innerhalb eines Sarcolemmaschlauches, wiewohl häufig in „schlauchförmigen Räumen" gefunden (p. 15). Mein Befund stimmt dagegen mit dem Margo'schen überein, der sie der Regel nach innerhalb des Sarcolemmaschlauches sah. Ich muss hervorheben, dass Paneth Zerzupfungspräparate studirt hat (p. 14), während ich Schnittpräparate untersuchte.

2) Ob hier vielleicht Metschnikoff's Phagocyten im Spiele sind, kann ich nicht sicher entscheiden, glaube es aber nicht, weil dieselben das Sarcolemm nicht ohne weiteres durchdringen können; möglich ist aber, dass bei der Präparation des frischen Materials nach Mayer's Verfahren die Sarcolyten an oder in die Leukocyten gelangen.

colyten nachweist. Man sieht (Fig. 7 und 8) sehr kleine oder etwas grössere Fetttröpfchen innerhalb des Sarcolemmaschlauches neben der noch unversehrten quergestreiften Substanz; man sieht sie zwischen und manchmal schon in den Sarcolyten und man findet eine grössere Ansammlung von Fetttropfen am äussersten Ende der Muskelfaser; die Degeneration ist in dieser Faser (Fig. 8) offenbar von unten nach oben zu fortgeschritten. Aber auch da, wo die fettige Degeneration noch nicht so weit vorgeschritten ist, sind die Sarcolyten durch die Osmiumsäure viel stärker gebräunt[1], als die noch gut erhaltene quergestreifte Substanz (Fig. 9 sp) und die dem Untergang geweihten Muskelfasern unterscheiden sich dadurch leicht und sicher von den noch unverletzten (Fig. 9 sp und m). Dieser Unterschied beweist, dass die contractile Substanz der Sarcolyten schon eine Veränderung ihrer chemischen Structur erlitten haben muss, auch wenn die Querstreifung noch wohl erhalten ist.

Sprechen schon die erwähnten Veränderungen dafür, dass die Sarcolyten Producte der Rückbildung contractiler Substanz sind, so weist ferner auch die Art ihrer Lagerung darauf hin. Sie liegen nicht nur an der Seite der Muskelfaser, deren nebenan liegende Fibrillen noch normale Structur zeigen (Fig. 7 m), sondern auch am äussersten Ende der Faser (Fig. 8 sp), wo die unzweifelhaften Producte fettiger Degeneration jede Annahme einer Neubildung unmöglich machen.

Aus Form und Lagerung der Sarcolyten muss man schliessen, dass es Gerinnungsproducte der quergestreiften Substanz sind, die innerhalb des Sarcolemmaschlauches in grössere und kleinere Bruchstücke zerfällt und der fibrillären Längsspaltung im allgemeinen lieber folgt, als der durch die Bowman'schen discs vorgeschriebenen Querspaltung. Da nun gerade die Muskelfaser des Frosches durch einen grösseren Gehalt an Kernen[2]) in der contractilen

---

1) Paneth (Sitzungsberichte, a. a. O. p. 16) gibt an, dass Osmiumsäure die Sarcoplasten und die quergestreifte Substanz bräunt, findet aber keinen Unterschied in der Intensität. Der Widerspruch ist wohl nur scheinbar, weil wir die Osmiumsäure in verschiedener Concentration (ich in Flemming's Mischung!) angewandt haben.

2) S. Kölliker, Einige Bemerkungen über die Endigungen der Hautnerven und den Bau der Muskeln. Zeitschr. f. w. Z. 8. Bd. p. 311 ff. (p. 314).

Substanz selber ausgezeichnet ist, so wird man auch in oder an den Sarcolyten häufig die noch mehr oder weniger gut erhaltenen Kerne finden und sie deshalb für Zellen oder zellenartige Gebilde zu halten geneigt sein.

Im Hinblick auf die Untersuchungen von Leydig, Böttcher, Kölliker, Welcker, Kühne, Max Schultze, F. E. Schulze, von Wittich, Deiters u. A. über den feineren Bau und die Entstehung der Muskelfasern könnte man daran denken, dass bei der Bildung der Sarcolyten die feinen Lücken in der Muskelfaser gewissermaassen die Spaltungsrichtung vorschrieben und auf diese Weise wieder die ursprünglichen Muskelkörperchen mit ihrer quergestreiften Substanz in mehr oder weniger veränderter Gestalt zum Vorschein kämen.

Eine ähnliche Auffassung scheint Bremer[1]) zu haben, da er sagt: „In Wirklichkeit sind diese Spindeln proliferirende, aus ihrem Zusammenhange gerissene Muskelkörperchen.“ Paneth[2]) meint nun freilich, dass Bremer überhaupt keine echten Sarcoplasten gesehen habe, und in Bremer's Zeichnungen findet man in der That nichts mit diesen Gebilden Uebereinstimmendes. Wenn ich Bremer aber recht verstehe, macht er einen Unterschied zwischen den „spindelförmigen Körpern“, die er für Margo's Sarcoplasten hält und den eigentlichen von ihm gezeichneten „Muskelspindeln“.

Zum Verständniss der sich bei der Rückbildung der Muskulatur im Froschlarvenschwanz abspielenden Vorgänge ist eine Vergleichung mit den Thatsachen, die die pathologischen Anatomen experimentell festgestellt haben, ohne Zweifel geboten. Es möge hier erinnert werden an die Untersuchungen von Billroth, Virchow, Zenker, Waldeyer, Neumann, Kraske, Erbkam[3]), Litten u. a. Fast alle diese Forscher haben nicht

1) Bremer, Ueber die Muskelspindeln nebst Bemerkungen über Structur, Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskelfaser. D. Archiv, 22. Bd. p. 318 ff. (p. 328, 329).

2) Paneth, Sitzungsberichte etc. a. a. O. p. 16, Anm. Bei demselben auch weitere Literaturangaben, p. 7 ff.

3) Die Arbeiten finden sich fast alle in Virchow's Archiv. Vgl. zur Literatur: Erbkam, Beiträge zur Kenntniss der Degeneration und Regeneration von quergestreifter Muskulatur nach Quetschung. Virchow's Archiv, 79. Bd. 1880. p. 49 ff.

nur die Rückbildung, sondern ganz besonders auch die Neubildung der Muskelfasern zum Gegenstand ihrer Studien gemacht; mir kommt es hier nur auf die Rückbildung an, soweit sie an die von mir beobachteten Erscheinungen im Froschlarvenschwanze erinnert.

Die von mir erwähnten Gerinnungsvorgänge stehen im Einklange mit den Beobachtungen Kühne's[1]), der dieselben während des Lebens eintreten sah, wenn der Zufluss des Blutes zu dem betreffenden Muskelgebiet aufgehoben ist. Die später auftretende Fettentartung nach Beschränkung des Blutzuflusses fand Fränkel[2]) bei Muskeln und an andern Organen. Dass die Zenker'sche[3]) wachsartige Degeneration bei der physiologischen Rückbildung der Muskulatur des Froschlarvenschwanzes vorkommt, ist mindestens wahrscheinlich. Die Thatsache, dass Waldeyer[4]) an den wachsartig glänzenden, anscheinend homogenen Massen in der grössten Zahl der Fälle noch Querstreifung nachweisen konnte, spricht dafür, dass die glänzenden, vielfach quergestreiften Bruchstücke der Froschlarvenmuskeln ähnlichen Ursprungs sind.

Eine sichere Stütze aber erhält diese Anschauung durch die wichtigen Untersuchungen von G. R. Wagener (Ueber einige Erscheinungen an den Muskeln lebendiger Corethra plumicornis-Larven. D. Archiv, 10. Bd. p. 293 ff.). In der Figurenerklärung beschreibt er wachsig entartete Ueberreste zerfallener Muskeln, die er an lebenden Froschlarvenschwänzen beobachtet hat (Tafel XVIII, Fig. 18—19). Wagener sah ferner einen Zerfall der Muskelsubstanz im Sarcolemm in glänzende wurstförmige Stücke, untermischt mit Körnchen, glashellen Kügelchen und

---

1) Kühne, Untersuchungen über Bewegungen und Veränderungen der contractilen Substanz. Reichert und Dubois-Reymond's Archiv. 1859. p. 762 ff.

2) Fränkel, Ueber den Einfluss der verminderten Sauerstoffzufuhr zu den Geweben auf den Eiweisszerfall im Thierkörper. Virchow's Archiv. 67. Bd. p. 273 ff. (p. 324).

3) Zenker, Ueber die Veränderungen der willkürlichen Muskeln im Typhus abdominalis. Leipzig, 1864.

4) Waldeyer, Ueber die Veränderungen der quergestreiften Muskeln bei der Entzündung und dem Typhusprocess, sowie über die Regeneration derselben nach Substanzdefecten. Virchow's Archiv, 34. Bd. p. 473 ff. (p. 487).

Zellenkernen (Fig. 20 und 21). Mich haben diese glänzenden wurstförmigen Stücke in Fig. 20 lebhaft an die Margo'schen Sarcoplasten erinnert.

Von grösstem Interesse ist ferner hier das Ergebniss der Waldeyer'schen[1]) Untersuchungen über die Degeneration der Froschmuskelfasern nach künstlichen Verletzungen. Als constanteste Veränderung fand Waldeyer eine Wucherung der Muskelkerne mit oder ohne erhebliche gleichzeitige Vermehrung des Zellprotoplasma, wie es früher schon Virchow gefunden hatte. Sodann zeigte sich ein Undeutlicherwerden der Querstreifung[2]) mit körniger Infiltration der Faser; weiter sah er eine Veränderung in der Anordnung und Form der Muskelkörperchen, die zackig, sternförmig, ganz ungeordnet gegen einander gestellt waren. Die Ordnung, in welcher die einzelnen Phasen der Degeneration auf einander folgen, sah er oft an einem und demselben Primitivbündel: die zunächst der Läsionsstelle gelegene Zone zeigt die Kernwucherung, der folgende Gürtel die Unregelmässigkeit in Form und Anordnung der Muskelkörperchen, die dritte am wenigsten veränderte Partie die einfache körnige Infiltration und verwischte Querstreifung. Am 12. Tage nach der Verletzung war auch zwischen den Muskelfasern eine Neubildung von Zellen aufgetreten, die ganz den Charakter der jungen Eiterkörperchen im Granulationsgewebe an sich trugen. In der 5. Woche nach der Verletzung fand er Veränderungen, die ganz den von Zenker beim Abdominaltyphus beschriebenen entsprachen; dazu kamen Kernwucherungen, Untergang des Sarcolemms, Bildung rundlicher und spindelförmiger Zellen im Perimysium internum und Muskelzellenschläuche, wie sie am Froschmuskel schon Kölliker[3]) gesehen und beschrieben hatte. Vergleicht man ferner die Waldeyer'sche Zeichnung Tafel X, Fig. 5 mit den Margo'schen, Tafel I, Fig. 1—9, Tafel II, Fig. 12 u. a. und denen von Paneth, Tafel I, Fig. 1, 17, Tafel II, Fig. 6, 8, 9, Tafel III, Fig. 23—25,

---

1) Waldeyer, a. a. O. p. 494 ff.

2) Dieselbe Erscheinung beobachtete A. Stuart, Experimentelle Studien über die fettige Entartung des Muskelgewebes. D. Archiv, 1. Bd. p. 415 ff. (p. 421).

3) Kölliker, Zeitschrift f. w. Zoologie, 8. Bd. a. a. O. p. 315 Anm.

so wird man sofort die Ueberzeugung gewinnen, dass alle drei Forscher dieselben Dinge gezeichnet haben, und wenn Waldeyer zu der betreffenden Abbildung bemerkt: „Zwischen den Muskelzellen sind noch längliche Stückchen quergestreifter Substanz erhalten," so hat er über den Ursprung dieser Margo'schen „Sarcoplasten" offenbar dieselbe Anschauung wie S. Mayer und ich. Dabei will ich noch hervorheben, dass Waldeyer von Kernen in oder an den Sarcolyten nichts erwähnt und dass auch Margo Tafel II, Fig. 12, die er bei starker Vergrösserung gezeichnet hat, keine Kerne in seinen „Sarcoplasten" darstellt.

Paneth fand ebenfalls, dass Waldeyer's Abbildung (Tafel X, Fig. 5) der der Margo'schen Sarcoplasten „sehr ähnlich" ist, schliesst aber aus W.'s Figurenerklärung, „dass er das Bild nicht dafür aufgefasst habe" (Sitzungsberichte, a. a. O. p. 9). Ueber die Verschiedenheit der Auffassung Margo's und Paneth's in Bezug auf die Kerne habe ich mich oben schon geäussert.

Was die übrigen Angaben Waldeyer's angeht, so sehe ich auch an den am meisten degenerirten Stellen der Muskelfaser Kernwucherung im Perimysium internum[1]) (Tafel I, Fig. 8 sk), dann folgt die Zone der Sarcolyten, die ich den nach Form und Anordnung veränderten Muskelkörperchen zur Seite stelle und dann die am wenigsten veränderte Partie mit erhaltener Querstreifung. Dieser letzte Abschnitt zeigte in meinen Präparaten geringere Veränderung, u. a. keine körnige Infiltration, was ich dem Umstande zuschreibe, dass die künstliche Verletzung bei meinen Objecten wegfällt. Obwohl ich keine eigentlichen Muskelzellschläuche gefunden habe, sah ich doch sehr oft zahlreiche rundliche Zellen im Muskelschlauch, so dass hier keine principielle Verschiedenheit vorliegt. Auch dem Umstande, dass die von mir Tafel I, Fig. 7 und 8 gezeichneten „Sarcoplasten" kleiner sind, als die von Margo, Waldeyer und Paneth, darf man keine Bedeutung zumessen; an den betreffenden Stellen der Prä-

1) Dies ist wohl das Homologon der von Thanhoffer (Beiträge zur Histologie und Nervenendigung der quergestreiften Muskelfaser. D. Archiv, 21. Bd. p. 26 ff. [p. 42]) beschriebenen „innern Schicht" des Sarcolemms, die nach Th. kernhaltig ist, während die äussere Schicht, gewöhnlich kurzweg Sarcolemm genannt, kernlos ist. Vgl. Waldeyer, a. a. O. p. 492.

parate waren sie nicht grösser, ich habe sie aber anderwärts in bedeutender Grösse sehr oft gesehen. Die Eiterkörperchen, die Waldeyer zwischen den Muskelfasern gefunden hat, entsprechen ganz den von Metschnikoff und mir erwähnten Phagocyten.

Diese Vergleichung führt also zu dem bemerkenswerthen, wenn auch nicht unerwarteten Resultat, dass die Degeneration der Muskelfaser nach künstlicher Verletzung im wesentlichen der physiologischen Rückbildung der Muskeln im atrophirenden Schwanze ganz entsprechend verläuft. Ich sehe darin einen weitern Beweis für die Richtigkeit der Auffassung, dass Rückbildungen dieser Art überhaupt physiologische Vorgänge sind.

Im Anschluss an obige Angaben mache ich noch auf eigenthümliche Gebilde aufmerksam, die man als „Riesenzellen“ bezeichnet hat und die ich in Fig. 7 und 9 dargestellt habe. Von diesen ist rz^1 in Fig. 7 eine echte Riesenzelle, d. h. eine vielkernige Zelle, die aus einem weissen Blutkörperchen entstanden ist und die z. B. Litten [1]) auch bei der „röhrenförmigen Degeneration“ der Muskelfasern beobachtete. Es sind dies ähnliche Gebilde, wie sie von Robin als „Myeloplaxes“, von Kölliker bei der normalen Resorption des Knochengewebes als „Ostoklasten“ und von O. Hertwig auch bei der Resorption der Zähne von Fröschen ebenfalls als „Ostoklasten“ beschrieben wurden. Dagegen habe ich rz^2 in Fig. 7 und rz in Fig. 9 als „Pseudo-Riesenzelle“ bezeichnet, weil es sich hier um Gebilde handelt, die durch Zerfall der Muskelfaser unter Kernwucherung entstehen [2]).

In den letzten Stadien der Rückbildung des Schwanzes sind die Muskelfasern ganz zerfallen; quergestreifte Substanz ist nicht mehr vorhanden; das Sarcolemm aber erhält sich am längsten; auf Querschnitten sieht man innerhalb des Sarcolemmaringes Reste der contractilen Substanz in Form von Körnern und Schollen, zwischen denen massenhaft Zellen, namentlich Phagocyten, auftreten.

Zum Schluss berühre ich noch einen wichtigen Punkt, das Verhalten der Muskelkerne. Die pathologisch-anatomischen Forschungen der neueren Zeit haben ergeben, dass nach totaler

---

1) Litten, Ueber embolische Muskelveränderung und die Resorption todter Muskelfasern. Virchow's Archiv. 80. Bd. p. 281 ff. (p. 293).

2) Vgl. Waldeyer, a. a. O. p. 510 ff. Litten, a. a. O. p. 293.

Unterbrechung der Circulation in den Geweben einfache Nekrose ohne Kernschwund auftritt, dass aber bei nur vorübergehender Anämie die Kerngebilde zu Grunde gehen (Weigert, Heidelberg, Kraske)[1], in letzterem Falle werden sie wahrscheinlich von dem wiederkehrenden Lymph- oder Blutstrom aufgelöst, nachdem sie vorher durch die Anämie in die dazu erforderlichen Bedingungen versetzt waren" (Litten, a. a. O. p. 290).

Es ist mir nun aufgefallen, dass in den degenerirenden Muskeln des Froschlarvenschwanzes ebenfalls die Zahl der Kerne entschieden abnimmt. Um mich davon zu überzeugen, habe ich die Oberschenkelmuskulatur einer jungen kräftigen Rana esculenta genau wie die Froschlarvenschwänze mit Flemming'scher Mischung etc. behandelt und geschnitten. Die Zahl der Kerne, die sich in jedem Querschnitt zeigte, war überraschend gross. Ebenso fanden sich in den Muskelfasern einer Larve der R. fusca, bei der nur die Hinterglieder durchgebrochen waren, zahlreiche Kerne, wenn auch nicht so viele, wie in dem ersterwähnten Präparate. Auch in der Schwanzmuskulatur zweier Larven von Salamandra maculosa, die alle Extremitäten schon ausgebildet hatten und die ich in Osmium- bez. Chromsäure conservirt hatte, waren die Primitivbündel reich an Kernen; Sarcolyten fand ich aber weder bei der erwähnten Larve von R. fusca, noch bei den Salamanderlarven. Diese Vergleichung überzeugte mich, dass in der That bei der Rückbildung des Froschlarvenschwanzes ein Kernschwund in der Muskulatur stattfindet. Die Thatsache selber steht mit den oben erwähnten Befunden der pathologischen Anatomen nicht im Widerspruch. Die fortschreitende Obliteration der Capillaren im Froschlarvenschwanz muss eine gewisse Anämie zur Folge haben, während das Fortbestehen der grösseren Gefässstämme eine absolute Unterbrechung der Circulation nicht zulässt.

Der Art und Weise wie die Kerne zu Grunde gehen, habe ich keine besondere Aufmerksamkeit widmen können; ich verweise deshalb bezüglich dieses Punctes auf die Untersuchungen von Nussbaum[2]) und Pfitzner[3]).

1) S. Litten, a. a. O. p. 290, 291.

2) Nussbaum, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. IV. Mitth. Dieses Archiv, 21. Bd. p. 296 ff. (p. 333).

3) Pfitzner, a. a. O. Virchow's Archiv, 103. Bd. p. 283 ff.

6. Zusammenfassung.

Aus den mitgetheilten Thatsachen ergibt sich, dass die Natur bei der Rückbildung des Schwanzes nicht nach einer Schablone arbeitet, sondern sich mannigfacher Mittel und Wege zu bedienen weiss, um die Degeneration und Resorption der Gewebselemente zu bewerkstelligen.

Die Epidermiszellen gehen durch einfache Atrophie, wie bei der Senescenz, zu Grunde; der turgor vitalis der normalen Zelle verschwindet in dem Maasse, wie das Nährmaterial abnimmt, die Zellen werden kleiner, schrumpfen und sterben ab, wie etwa die Epidermisschuppen bei den Säugethieren.

Bei den Capillaren und kleineren Gefässen verschwindet durch Nichtgebrauch das Lumen, und die Obliteration geht in der Weise vor sich, dass die wandbildenden Elemente in kleinere Bruchstückchen und Körnchen zerfallen, die entweder von Leucocyten gefressen oder verflüssigt werden und durch die Lymphbahnen in die Circulation gelangen.

Aehnlich verläuft wahrscheinlich die Degeneration der Chorda dorsalis und der Nervenfasern. In den Rückenmarkszellen zeigt sich Trübung und körnige Infiltration mit Kernzerfall.

Bei der Degeneration der Muskelfaser finden wir Zerfall in Sarcolyten und fettige Degeneration [1]) mit Kernwucherung im Perimysium internum.

Daneben treten überall Leucocyten auf, fressen das zerfallende Material und schaffen es in die Lymphbahnen (Metschnikoff).

Das letzte Ziel aller dieser Vorgänge ist Verflüssigung des zerfallenden Zellmaterials, Ueberführung in die Lymph- und Blutbahnen und Verbrauch desselben zum Aufbau anderer, für das fertige Thier nothwendiger Organe und Gewebe.

Fragt man nun nach der eigentlichen Ursache der Rückbildung des Schwanzes, so muss man sich zunächst klar machen,

---

1) Die Ansicht Bremer's (a. a. O. p. 350), dass eine physiologische Fettdegeneration von Muskelfasern nicht stattfindet, kann ich demnach nicht theilen.

dass alle degenerativen Vorgänge erst beginnen, wenn die Gewebe und ihre Elemente abgestorben oder dem Absterben nahe sind, wie denn auch Metschnikoff[1]) mit Recht den ersten Reiz für die Heranziehung der Phagocyten durch die Anwesenheit „fester Reizstoffe“, „Fremdköper“ als gegeben erachtet.

Warum aber sterben die Gewebe ab? so fragen wir weiter. Weil sie nicht mehr genügend ernährt werden. Bis dahin stehen wir mit unsern Antworten noch auf dem Boden des thatsächlichen Befundes, denn das Absterben der Gewebe und die Obliteration der Capillaren können wir mikroskopisch nachweisen. Ja, wir können noch einen Schritt weiter gehen und uns das Zugrundegehen der Capillaren dadurch erklären, dass mit dem Schwinden der Nervenfasern auch der trophische Einfluss des Nervensystems, der die Ernährung durch die Circulation beherrscht, aufhören muss.

Hiernach wäre also die oben aufgeworfene Frage jetzt so zu formuliren: Warum hört der trophische Einfluss des Nervensystems auf? Die Antwort kann nach unserer gegenwärtigen Einsicht nur lauten: Weil die Function des Schwanzes nach dem Durchbruch der Vorderglieder überflüssig wird. Damit steht die Beobachtung, dass der Schwanz in den ersten Tagen der Rückbildung thatsächlich beim Schwimmen noch gebraucht wird, nur scheinbar im Widerspruch. Sieht man genau zu, so überzeugt man sich, dass nach vollendeter Metamorphose die Bewegungen des Schwanzes sofort träger und weniger ausgiebig werden, dass er nicht mehr als eigentliches und einziges Bewegungsorgan dient, wie bisher, sondern nur noch zur Unterstützung bei der Arbeit der Vorder- und Hinterglieder.

Wir hätten demnach in der Atrophie des Froschlarvenschwanzes nach vollendeter Metamorphose einen weitern Beleg zu dem alten Satze, dass ein Organ verkümmert und zu Grunde geht, wenn seine Funktion erlischt; so wie starker Gebrauch eines Organs zur Activitätshypertrophie führt, so hat die mangelhafte Function eine Atrophie zur Folge.

Hierbei erinnert man sich der gedankenreichen Erörterungen

---

1) Metschnikoff, a. a. O. p. 561.

Roux's [1]) über den Kampf der Theile im Organismus. Der functionelle Reiz, der die Gewebe trophisch, d. h. zur Ernährung anregt, steigert sich plötzlich in den zum Durchbruch gelangten Vordergliedern und nimmt gleichzeitig und in entsprechendem Maasse in den Geweben des Schwanzes ab.

Bei diesen Veränderungen müssen wir aber ohne Zweifel dem Centralnervensystem eine wichtige regulatorische Bedeutung beimessen. Aus der von mir experimentell festgestellten Thatsache, dass der abgeschnittene Schwanz selbst bei fast verwandelten Larven regenerirt wird, folgt unwiderleglich, dass sich der Organismus keinerlei willkürlichen Eingriffe in seine Oeconomie gefallen lässt, sondern Ernährung, Neubildung und Rückbildung der einzelnen Organe und Gewebe gewissermaassen von einer höheren Instanz aus leitet. Diese Instanz kann nur das Wohl des ganzen Individiums und ihr Sitz muss das Centralorgan des Nervensystems sein.

Ich weiss sehr wohl, dass damit nun nicht alle Räthsel gelöst und alle sich aufdrängenden Fragen beantwortet sind. Die naheliegende Cardinalfrage: Warum wird bei den Anuren der Schwanz nach dem Durchbruch aller Extremitäten als überflüssig resorbirt, während er bei den Urodelen unter gleichen Umständen bleibt — stellt uns sofort vor das grosse Problem der Metamorphose überhaupt. Von einer Erörterung desselben aber nehme ich hier Abstand, — quia difficile et longum est.

Erklärung der Figuren auf Tafel I und II.

Anm. Fig. 1, 2, 3, 5 auf Tafel I sind nach einer lebensgrossen Photographie lithographirt; es konnten zum Photographiren nur conservirte Exemplare benutzt werden. Die Umrisse aller andern Figuren sind mit der Camera lucida in der Höhe des Objecttisches gewonnen worden.

Tafel I.

Fig. 1. a, b, c, d, e. Rückbildung des Schwanzes gefütterter Quappen von Rana fusca an 5 aufeinander folgenden Tagen.

---

1) Roux, Der Kampf der Theile im Organismus. Ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmässigkeitslehre. Leipzig, 1881. Biologisches Centralblatt, 1. Bd. p. 241 ff.

a. erster Tag der Verwandlung. Der Schwanz ist ganz intakt, nur die Schwanzzpitze ist durch Schrumpfung etwas verdickt und zugleich stärker pigmentirt.
b. zweiter Tag. Die Rückbildung des Schwanzes wird jetzt deutlich sichtbar. Flossensaum und Schwanzspitze schwinden am schnellsten.
c. dritter Tag. Der Schwanz ist auf die Hälfte reducirt. Die Hinterglieder zeigen sehr schön die eigenthümliche Streckung von Oberschenkel, Unterschenkel und Fuss.
d. vierter Tag. Der Schwanz ist bis auf einen dicken, zugespitzten Stummel resorbirt. Derselbe ist von einer kräftigen, stark pigmentirten Epidermis überzogen.
e. fünfter Tag. Die Rückbildung des Schwanzes ist fast vollendet. Nur ein kurzer zugespitzter Stummel ist zurückgeblieben; der junge Frosch hat seine bleibende Gestalt gewonnen.

Fig. 2. a, b, c, d. Rückbildung des Schwanzes hungernder Quappen der Rana fusca zum Vergleich mit entsprechenden Stadien in Fig. 1. Der Hunger bewirkt eine schnellere Resorption und Rückbildung des Schwanzes, so dass in vier Tagen fast genau dasselbe Stadium erreicht ist, wie bei den gefütterten in fünf Tagen. Die Thiere sind schmächtiger, alle Glieder dünner.

Fig. 3. Lebensgrosse Photographie einer im Freien gefangenen Larve von Rana fusca zur Veranschaulichung des Unterschiedes zwischen natürlicher und künstlicher Zucht (letztere durch die viel kleineren in Fig. 1 dargestellten Thiere vertreten). Die erste Zehe (Daumen) der Vorderfüsse ist bei dieser Lage nicht sichtbar, die fünfte Zehe der Hinterfüsse liegt über der lang und bogenförmig gestreckten vierten; an den Hinterfüssen ist die Schwimmhaut deutlich.

Fig. 4 ist nach einem conservirten Exemplar (Hunger) etwas vergrössert gezeichnet und veranschaulicht die Lage der Vorderglieder kurz vor dem Durchbruch durch die Haut. Die rechte vordere Extremität ist in der Ausbildung deutlich weiter vorgeschritten, als die linke und bricht auch eher durch.

Fig. 5 ist die Photographie eines „Rechtsers" (Hunger). Die rechte Vorderextremität ist durchgebrochen, die linke noch nicht, schimmert aber durch die Haut durch. Die Rückbildung des Schwanzes ist schon eingeleitet.

Fig. 6. Zeiss F. Oc. II. Schnitt durch die Haut eines in Rückbildung begriffenen Schwanzes (4. Tag der Rückbildung, Futterthier). c Cuticula, pz platte Zellen der obersten Schicht, kz keulenförmige Zellen der unteren Schicht der Epidermis. Zwischen letztere drängen sich mit Fettkügelchen erfüllte Leucocyten (l) und Fortsätze der Pigmentzellen (p^2) vor. p^1 Pigmentzellen in der Cutis; pk freie

Pigmentkörnchen, l Leucocyten in der Cutis. d Drüse. Flemming'sche Mischung, Hämatoxylin.

Fig. 7. Zeiss F. Oc. I. Theil eines Querschnitts durch den Schwanz einer Rana fusca. Dritter Tag der Rückbildung. m Muskelfasern im Quer- und Längsschnitt, bei m[1] Abhebung (Wucherung) des Sarcolemms. sp die sogenannten Sarcoplasten, Produkte der Rückbildung; fk Fettkügelchen. rz[1] Riesenzelle. rz[2] Pseudo-Riesenzelle. l Leukocyten. Flemming's Mischung.

Fig. 8. Zeiss F. Oc. I. Muskelfaser im Längsschnitt aus dem Schwanz von Rana fusca am 3. Tage der Rückbildung. sk Kernwucherung im Perimysium internum; sp „Sarcoplasten". fk[1] Fettkügelchen in den „Sarcoplasten", fk[2] Fettkügelchen im Sarcolemm. Flemming's Mischung.

Tafel II.

Fig. 9. Ganzer Querschnitt durch den obliterirenden Schwanz einer Rana fusca-Larve. Zeiss CC. Oc. II. (Die Gewebselemeute sind der grösseren Deutlichkeit halber etwas vergrössert eingetragen) c Capillaren, e Epidermis, p[1], p[2] Pigmentzellen. sch Chordascheide; der Unterschied zwischen äusserer und innerer Chordascheide ist schon verschwunden; ch Chorda dorsalis; sp „Sarcoplasten"; lc Leucocyten; m quer, längs und schräg getroffene Muskelfasern; rz Pseudo-Riesenzelle; g Gefäss; m' schräg geschnittene Muskelfaser, an der sich eine Riesenzelle ansetzt; n Nerv; b Basalmembran; rm Rückenmark. Flemming's Mischung. Der Schnitt ist quer durch das letzte Drittel eines Schwanzes der Rana fusca am 2. Tage der Rückbildung geführt.

(Aus dem anatomischen Institut in Berlin.)

Ueber die Bursa pharyngea[1]).

Von

Dr. **Schwabach** in Berlin.

Hierzu Tafel III und IV.

Die Frage über die Existenz eines beutelförmigen Anhanges des Schlundkopfgewölbes in der Region des adenoiden Gewebes schien durch die Untersuchungen Ganghofner's (1) dahin entschieden zu sein, dass ein derartiges Gebilde, eine Bursa pharyngea, wenigstens in der von Luschka (2) angegebenen Form nicht vorhanden sei. An der betreffenden Stelle, wo nach Luschka ein im Maximam $1\frac{1}{2}$ cm langer und 6 mm breiter Beutel sich finden soll, welcher hinter der adenoiden Substanz mit ihr durch eine lockere Zellstoffschichte verlöthet, zum Körper des Hinterhauptbeines emporsteigt, um sich hier mit seinem verjüngten bisweilen spitz auslaufenden Ende in die äussere fibröse Verhüllung dieses Knochenstückes förmlich einzubohren, fand Ganghofner unter normalen Verhältnissen, also beim Kinde, lediglich eine durch feste Adhärenz der Schleimhaut des Rachendaches in einer präformirten Grube gebildete Einziehung derselben. Für diese Einziehung schlägt er zum Unterschied von den Recessus laterales die Bezeichnung Recessus pharyngeus medius vor, während er den Namen Bursa pharyngea für die bei Erwachsenen vorkommenden pathologisch entwickelten Formen dieses Recessus, denen wohl die von Luschka beschriebene beutelförmige Aussackung entspräche, beibehalten wissen will. Auch Trautmann (3) spricht sich in seiner Monographie über die Rachentonsille dahin aus, dass

---

1) Nach einem in der Section für Laryngo- und Rhinologie der 59. Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte gehaltenen Vortrage.

sich zwischen den beiden inneren Leisten der Tons. ph., von ihren hinteren Enden eingeschlossen, eine Vertiefung finde, die sich etwas in die Firbrocartilago einsenkt, aber keinen besonderen Canal bildet und weder die Fibrocartilago durchdringt, noch bis in den Knochen geht.

Entgegen diesen Anschauungen theilt nun Tornwald (4) in seiner Arbeit „über die Bedeutung der Bursa ph. für Erkennung und Behandlung gewisser Nasenrachenraum-Krankheiten“ mit, dass er bei fast Allen von ihm rhinoskopisch Untersuchten in der Medianlinie des Fornix pharyngis, d. h. in der Verlängerungslinie des Septum nach hinten und zwar gewöhnlich in der Mitte des Abstandes zwischen dem oberen Endpunkte des Septum und dem Tuberkulum anterius des Atlas eine Oeffnung in der Schleimhaut gefunden habe, welche ihrem Sitz und Aussehen gemäss vollständig der von Luschka beschriebenen und abgebildeten Bursa entspreche. Die Häufigkeit des Vorkommens dieser Oeffnung und eines sich an diese anschliessenden, verschieden grossen Sackes oder blinden Kanals sei eine so grosse, dass T. das Fehlen dieses Gebildes als eine seltene Abnormität bezeichnen möchte. Es scheint ihm zweifelhaft, ob die Annahme Ganghofner's richtig sei, dass diese sogenannte Bursa pharyngea nur eine Einbuchtung der Schleimhaut von gleicher Bedeutung wie die Rosenmüller'sche Grube darstelle, da er sie nur ausnahmsweise in der von Ganghofner beschriebenen Form als offene Furche, ungleich häufiger in der Form des von Luschka beschriebenen Sackes oder eines blinden Kanals mit enger Mündung fand. Er hält es desshalb für wahrscheinlich, dass die Bursa ph. nicht der Rosenmüller'schen Grube als gleichwerthig an die Seite zu stellen sei, sondern dass ihr besondere anatomische und physiologische, vielleicht auch functionelle Eigenschaften zukommen. Demnach geht T. in der Auffassung von der Bedeutung des in Rede stehenden Gebildes noch weiter als Luschka, nach dessen Ansicht dieses Appendiculargebilde des Schlundkopfes nur die Dignität eines fötalen, funktionell bedeutungslosen Restes hat.

Als die Monographie T.'s erschien, war ich mit Untersuchungen über die Anatomie des Ohres im hiesigen anatomischen Institute beschäftigt und hatte dabei naturgemäss auch mein Augenmerk auf die anatomischen Verhältnisse des Nasenrachenraumes gerichtet, ohne dass mir bisher, obgleich ich mehr als 100 Köpfe in genannter

Richtung untersucht hatte, ein derartiges Gebilde, wie es Luschka an der Leiche und Tornwald am Lebenden beschreiben, aufgefallen war. Nun war allerdings die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass ich dasselbe übersehen haben konnte, da ich fast ausschliesslich mit in der sagittalen Medianebene durchschnittenen Köpfen zu thun hatte, bei denen durch Anlegen des Schnittes mit der dazu nöthigen groben Säge das betreffende Gebilde so lädirt sein konnte, dass es sich der Beobachtung entzog. Ich habe desshalb an weiteren 52 nicht halbirten Köpfen, die mir Herr Geh.-Rath Waldeyer freundlichst zur Verfügung stellte, den Nasenrachenraum, resp. die hier in Betracht kommende Tonsilla pharyngea, in deren Region sich die Bursa pharyngea finden soll, einer erneuten Prüfung unterworfen.

Mit Rücksicht darauf, dass bekanntermaassen pathologische Veränderungen an der Schleimhaut des Nasenrachenraumes ausserordentlich häufig vorkommen, schien es geboten, die Verhältnisse dieser Region zunächst an Leichen solcher Individuen zu studiren, bei denen dieselben aller Voraussetzung nach am ehesten noch als normal angesehen werden können, also an kindlichen Leichen aus den ersten Lebensmonaten resp. Lebensjahren. Von den 52 mir zur Verfügung gestellten Köpfen gehörten 28 Kindern im Alter von 1 Tag bis zu 3 Jahren an und wenn ich zu dieser Zahl noch den Kopf eines 6 monatlichen Fötus rechne, an dem die Tonsilla ph. mit allen ihren anatomischen Eigenschaften bereits vollständig entwickelt war, so würden die folgenden Angaben sich auf 29 Präparate beziehen[1]). An allen diesen zeigte die Tonsilla ph. genau die Configuration, wie sie zuerst von Wendt (1) und später auch von Ganghofner (l. c.) so anschaulich beschrieben worden ist. Das Hauptsächlichste dieser typischen Beschaffenheit ist die Theilung der Tonsille durch engere oder weitere, resp. flache oder tiefere Spalten, Lacunen, in Wülste, Kämme, Leisten von verschiedener Höhe und Breite und verschiedener Zahl, welche nur selten in streng sagittaler Richtung, häufiger nach hinten, nicht selten auch nach vorn convergirend verlaufen (Taf. III, Fig. 1). Zuweilen finden sich an der hintern Partie auch noch mehr quer von

1) Bei einem mir nachträglich noch zugegangenen Foetus von 5 Monaten fand sich ebenfalls die Tonsilla ph. bereits soweit ausgebildet, dass man die normale Configuration deutlich erkennen konnte (s. Taf. III, Fig. 4).

hinten medialwärts nach vorn lateralwärts gegen die Rosenmüller'sche Grube hin verlaufende Leisten (Taf. III. Fig. 2). An den meisten Präparaten treten gerade die beiden mittleren sagittalen Leisten besonders hervor und auch die zwischen diesen beiden verlaufende Furche resp. Spalte ist dementsprechend besonders deutlich ausgeprägt, und zeigt sich auch bei der Untersuchung mit der Sonde wesentlich tiefer als die übrigen seitlichen Spalten, deren sie begrenzende Leisten ebenfalls flacher sind, als die beiden mittleren. Zuweilen sind die sagittalen Leisten unter sich durch schmale querverlaufende Bälkchen verbunden und die einzelnen Furchen dadurch in verschiedene Abtheilungen gesondert. An einzelnen Präparaten findet sich an Stelle der mittleren Spalte eine unpaare Leiste und zwar in Form eines ziemlich dicken Wulstes (Fig. 3). Sehen wir uns an diesen Präparaten nach der von Luschka beschriebenen Oeffnung, welche den Eingang in die sogenannte Bursa pharyngea darstellen soll, um, so finden wir an der betreffenden Stelle, an der unteren Grenze der Mittellinie, unter 29 Fällen 4 mal zwar eine solche sehr deutlich ausgeprägte, ungefähr stecknadelkopfgrosse Oeffnung, in welche jedoch die Sonde nicht weiter als pp. 2—3 mm eingeführt werden kann. An diesen Präparaten zeigen sich auch in der Leistenbildung verschiedene Unregelmässigkeiten im Vergleich zu den übrigen 25 Präparaten (Fig. 5). An diesen letzteren ist von einer derartigen, auf den ersten Blick zu erkennenden, selbstständigen Oeffnung an der betreffenden Stelle überhaupt nichts zu sehen, sondern man findet, wenn man mit der Sonde untersucht, hier meist nur ein ganz kleines, oft kaum stecknadelkopfgrosses, selten etwas grösseres Grübchen, das sich entweder als unmittelbare Fortsetzung, resp. als Endpunkt der normalmässig bei jeder Tons. ph. vorhandenen mittleren Spalte (Fig. 2) oder als Vereinigungspunkt aller oder mehrerer, die einzelnen Leisten trennenden Spalten darstellt (Fig. 3). An einigen Präparaten, an denen dieses Grübchen besonders flach ist, zeigt sich dasselbe nach hinten gegen die Pharynxschleimhaut hin von einer feinen halbmondförmigen Schleimhautfalte begrenzt, unter welche man eben das Knöpfchen einer feinen Sonde schieben kann, während hinter den tieferen Grübchen die Pharynxschleimhaut eine mehr wallartige Erhebung zeigt. Am deutlichsten tritt dieses Grübchen da hervor, wo, wie dies häufig der Fall ist, in der Tiefe der mittleren Spalte sich noch eine mehr oder weniger flache Erhebung der Schleimhaut resp. des adenoiden Gewebes

zeigt, die ihren höchsten Grad in dem Auftreten eines unpaaren, die Stelle der mittleren Spalte einnehmenden Wulstes findet. Das Ende dieser Erhebung resp. dieses Wulstes fällt dann ziemlich steil gegen die Schleimhaut ab und es entsteht so ein besonders ausgeprägtes Grübchen (Fig. 3). Vom Grunde dieses Grübchens erhebt sich zuweilen eine feine Schleimhautfalte, durch welche dasselbe in eine vordere und hintere Hälfte getheilt wird. — An mehreren Präparaten (9) war makroskopisch resp. bei Untersuchung mit der Sonde von einem derartigen mehr oder weniger auffallenden Grübchen am Ende der mittleren Spalte mit Sicherheit überhaupt nichts nachzuweisen.

Wenn schon aus diesen Untersuchungen hervorgeht, dass von einer beutelförmigen Aussackung, einem wirklichen Schlundbeutel, nicht die Rede sein kann, so zeigt sich dies noch deutlicher, wenn man, nachdem man die Tonsilla ph. aus dem Nasenrachenraum herauspräparirt hat, dieselbe nachgenügender Erhärtung in Alkohol und Einbettung in Celloidin in sagittale Schnitte zerlegt. Wir finden alsdann Präparate, bei denen an der in Frage kommenden Partie der Tons. ph. nicht nur keine beutelförmige Aussackung, sondern nicht einmal eine Einsenkung der Schleimhaut vorhanden ist, andere, an denen eine derartige Einsenkung an Stellen vorkommt, die mit der uns hier beschäftigenden Frage gar nichts zu thun haben, z. B. ganz lateralwärts und nach vorn gegen die Choanen zu. Ein Beispiel der typischen Einsenkung am Ende der mittleren Spalte zeigt ein von einem 2 Monate alten Kinde stammendes Präparat (Taf. IV. Fig. 11). Man erkennt sofort, wie dies Ganghofner beschrieben hat, dass sich über der Schleimhaut das fibrilläre Bindegewebe ununterbrochen hinzieht, ohne dass irgendwo eine dasselbe durchsetzende Ausstülpung dieses Recessus gegen das Hinterhauptbein wahrzunehmen wäre. Am anschaulichsten stellen sich diese Verhältnisse an den Präparaten dar, welche einem 6 monatlichen Fötus (Taf. III. Fig. 9) und einem Neugeborenen (Taf. IV. Fig. 10) entstammen. An beiden zeigten sich makroskopisch die normalen Leisten- und Furchenbildungen der Rachentonsille sehr schön ausgeprägt. Nachdem die ganze hier in Betracht kommende Partie im Zusammenhang mit der Schädelbasis aus der Leiche herauspräparirt, die Knochen in Chrom-Salpetersäure entkalkt, die Präparate in Alkohol gehärtet, alsdann in Boraxkarmin resp. Hämatoxylin gefärbt und in Celloidin eingebettet waren, wurden dieselben in sagittale Schnitte

zerlegt, an denen man sich deutlich von dem bereits oben erwähnten Verhalten der Schleimhauteinziehung zu der Schädelbasis überzeugen kann. Von einem selbstständigen Beutel, der, wie Luschka angiebt, hinter der adenoiden Substanz mit ihr durch eine lockere Zellstoffschichte verlöthet zum Hinterhauptsbeine emporsteigt und sich in die äussere fibröse Verhüllung dieses Knochenstückes einbohrt, ist nichts zu sehen, vielmehr beschränkt sich die zwar deutlich sichtbare, aber doch immerhin flache Einziehung an dieser Stelle auf das adenoide Gewebe selbst, das nach oben unmittelbar an das fibrille Bindegewebe angrenzt, so dass also auch von einer selbstständigen Wandung, wie sie Luschka beschreibt, nicht die Rede sein kann. Selbst an denjenigen Präparaten, bei denen sich am hinteren Ende der mittleren Spalte ein isolirtes, 2—3 mm tiefes Grübchen befindet, lässt sich bei mikroskopischer Untersuchung resp. schon bei makroskopischer Besichtigung der in der mehrfach erwähnten Weise in sagittale Schnitte zerlegten Präparate erkennen, dass dieses Grübchen gleichbedeutend ist mit der an den meisten übrigen Präparaten gefundenen Schleimhauteinsenkung. Von dieser unterscheidet es sich nur dadurch, dass es nach vornhin von einer Schleimhautfalte resp. einem schmalen quer über das untere Ende der mittleren Spalte verlaufenden Verbindungsstück zwischen 2 Leisten (Taf. III. Fig. 5) begrenzt wird, welches wiederum identisch ist mit dem an einigen anderen Präparaten vorhandenen medianen Schleimhautwall, welcher die Einsenkung in 2 Hälften theilt (Taf. IV, Fig. 12). Der Unterschied zwischen diesen beiden Leistenbildungen ist nur der, dass im ersteren Falle es sich um eine die Einsenkung nach vorn vollständig abschliessende Scheidewand handelt, während im letzteren Falle es bei der Bildung einer einfachen wallartigen Erhebung bleibt. Wie sehr die beiden Modificationen dieser Faltenbildungen miteinander übereinstimmen, zeigt sich schon bei makroskopischer Besichtigung zweier Präparate, von denen das eine einem neugebornen Kinde entstammende die Bildung einer einfachen Schleimhautfalte inmitten der Einsenkung, das andere einem 4monatlichen Kinde entstammende die Bildung einer die Einsenkung nach vorn vollständig abschliessenden Scheidewand darstellt. Beide Präparate unterscheiden sich nur dadurch, dass an dem ersten die Schleimhautfalte isolirt erscheint (Taf. IV. Fig. 12), während sie an dem andern Präparate nach beiden Seiten hin allmählich kleiner werdend in das umgebende Gewebe übergeht.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der Rachentonsille bei Erwachsenen, so zeigt sich im Vergleich zu dem Aussehen derselben bei Kindern eine auffallende Verschiedenheit in der Configuration derselben. An der grossen Mehrzahl der Präparate ist von dem normalen Typus, wie er sich bei Kindern findet, überhaupt nichts mehr zu sehen. Unter 23 Präparaten fanden sich nur bei 10 noch mehr oder weniger ausgeprägte Andeutungen der ursprünglichen Leisten- und Spaltenbildungen, bei keinem einzigen aber sind dieselben so regelmässig angeordnet, wie beim Kinde. Meistens sind nur die mittleren Leisten ganz oder theilweise erhalten und in Folge dessen auch die mittlere Spalte noch mehr oder weniger deutlich (Taf. III. Fig. 6).

An einigen Präparaten findet sich eine ganz unsymmetrische Anordnung der Leisten, aus der nur schwer die ursprüngliche Configuration herausgefunden werden kann (Taf. III. Fig. 7). An einigen anderen Präparaten ist keine Spur von Leistenbildung mehr zu erkennen. Was nun die der Bursa ph. entsprechende Oeffnung am hinteren Ende der Tons. anlangt, so zeigen auch diese Präparate die Unhaltbarkeit der Angaben Luschka's, resp. Tornwald's. Sowohl an den Präparaten mit noch einigermaassen deutlicher Leistenbildung, als auch an denen, wo dieselbe fehlt, findet sich in der Medianlinie resp. am Ende der mittleren Spalte zwar zuweilen ein ca. stecknadelkopfgrosses Grübchen, das meist nach hinten hin von einer feinen Schleimhautfalte begrenzt ist, doch zeigt dasselbe nirgends eine Oeffnung, die etwa als Mündung einer beutelförmigen Ausstülpung angesehen werden könnte. An anderen Präparaten endet die mittlere Spalte nach hinten ganz flach ohne Andeutung irgend einer Vertiefung.

Bemerkenswerth ist nun, dass auch an den meisten der Präparate, bei denen von normaler Leistenbildung überhaupt nichts mehr zu sehen ist, doch die ursprünglich vorhandene mittlere Furche noch in irgend einer Weise sich bemerkbar macht, sei es in Form einer auffallend breiten und tiefen Grube, sei es als ein schmaler, offener oder an verschiedenen Stellen von Schleimhaut überbrückter Canal. Die erstere tritt besonders an den noch in situ befindlichen Tonsillen auffallend hervor, während nach Herausnahme derselben aus dem Nasenrachenraum die Grube bedeutend abgeflacht erscheint.

An einigen Präparaten sieht man entweder nur in der Gegend der mittleren Spalte oder auch lateralwärts von dieser mehrere

bis zu stecknadelkopfgrosse Oeffnungen, die durch feine Schleimhautbrücken von einander getrennt sind, so dass eine Sonde unter sie durchgeführt werden kann.

An zwei Präparaten sind diese Oeffnungen, sowohl in der Mitte als auch seitlich so zahlreich, dass die Schleimhaut ein siebförmig durchbrochenes Ansehen bekommt. Aus der Anordnung der Oeffnungen kann man noch deutlich die frühere Configuration der Rachentonsille mit ihren Leisten- resp. Spaltenbildungen erkennen (Taf. III. Fig. 8).

Aehnliche Schleimhautbrücken finden sich an einigen Präparaten neben anderen unregelmässigen Faltenbildungen noch an verschiedenen Stellen des Rachendaches und namentlich sind es die Rosenmüller'schen Gruben (Taf. III. Fig. 7), in denen dieselben oft sehr entwickelt sind. An einem Präparate findet sich neben verschiedenen anderen Oeffnungen resp. Brückenbildungen ungefähr dem Ende der ursprünglich hier vorhandenen mittleren Spalte entsprechend eine feine Oeffnung, in welche sich eine Borste dicht unter der Schleimhaut bis gegen das Sept. nar. hin vorschieben lässt, welche nach Herausnahme der Rachentonsille aus einer dicht hinter dem Sept. gelegenen Oeffnung zum Vorschein kommt. Aus dieser Oeffnung entleert sich eine weissliche, zähe Flüssigkeit.

Ein eben solcher Kanal kommt an einem andern Präparate erst nach Herausnahme aus dem Nasenrachenraum zum Vorschein. Eine Oeffnung an der Schleimhaut findet sich hier nicht. Auch in den seitlichen Partien verschiedener Präparate erkennt man nach der Exstirpation an ihrer Rückseite verschiedene stecknadelkopf- bis linsengrosse Oeffnungen, aus denen sich zäher weisslicher Schleim entleert und die, da sie nirgends gegen die Schleimhaut hin eine Oeffnung zeigen, als Blindsäcke resp. cystoide Hohlräume anzusehen sind. Eine ausgesprochene, über die Oberfläche der Schleimhaut prominirende Cystenbildung fand sich an einem Präparate links von der Mittellinie in Form eines Bisquits. Bei der Herausnahme der Rachentonsille wurde die Basis der Cyste zufällig lädirt und es entleerte sich eine zähe, schleimige, weissliche Flüssigkeit, worauf die Blase selbst collabirte. Die an der verletzten Stelle eingeführte Sonde dringt nirgends in die Tiefe. Ausserdem finden sich auch hier an der Schleimhaut zahlreiche Falten- und Brückenbildungen. Unter 23 Präparaten fand sich also nur 2 Mal an der Stelle, an welcher der Eingang in die so-

genannte Bursa pharyngea sich finden soll, eine und zwar ganz feine Oeffnung, welche jedoch nicht in eine hinter dem adenoiden Gewebe gelegene beutelförmige Ausstülpung, sondern in einen dicht unter der Schleimhaut gelegenen Kanal führte, der seiner Lage nach genau der mittleren Spalte entspricht, die nach vorausgegangenen pathologischen Vorgängen durch Oberflächenverwachsung der beiden mittleren Leisten in eben diesen Kanal verwandelt wurde.

Auch all' die übrigen Veränderungen, die sich an den verschiedenen Präparaten fanden, entsprachen durchaus der Schilderung, wie sie bereits Wendt (5) von den pathologischen Zuständen dieser Region in ausführlicher Weise gegeben hat.

Aus meinen Untersuchungen ergiebt sich also in Uebereinstimmung mit denen von Ganghofner, dass normalmässig beim Menschen eine Bursa pharyngea, d. h. ein beutelförmiger Anhang des Schlundkopfgewölbes in der Region des adenoiden Gewebes, wie er von Luschka beschrieben worden ist, nicht vorkommt, dass dagegen in der Mehrzahl der Fälle an derjenigen Stelle, wo L. die Oeffnung seiner Bursa beschreibt, am hinteren Ende der Rachentonsille, in der Medianlinie derselben, sich eine einfache, mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Einsenkung der Schleimhaut befindet, die nirgends in die Tiefe reicht, und über welcher die Fibrocastilago basilaris ununterbrochen hinzieht, ohne dass irgendwo eine dieselbe durchsetzende Ausstülpung des Recessus gegen das Hinterhauptbein nachzuweisen wäre. Diese Einsenkung der Schleimhaut stellt nichts anderes dar, als, wie bereits erwähnt, das Ende der an allen normalen Rachentonsillen vorhandenen mittleren Spalte oder sie zeigt sich als Vereinigungspunkt der an dieser Stelle convergirenden und mit der mittleren Spalte communicirenden seitlichen Spalten resp. Lacunen.

Entgegen den Angaben Ganghofner's ist auch diese Einsenkung nicht constant von mir gefunden worden. Ausnahmsweise findet sich an der in Betracht kommenden Stelle am Ende der Medianlinie ein isolirtes, also allseitig abgeschlossenes Grübchen, das jedoch, wie sich aus den sagittalen Durchschnitten ergiebt, ebenfalls nichts anderes ist als eine von dem vorderen Theil der mittleren Spalte durch eine Scheidewand getrennte Einsenkung.

Die bei Erwachsenen vorkommenden verschiedenen ganz oder theilweise abgeschlossenen Hohlräume sind als pathologische Bildungen aufzufassen und als eine solche ist offenbar auch die von Luschka beschriebene Bursa pharyngea anzusehen. Aus seinen Abbildungen ergiebt sich, dass seine Beschreibung im Wesentlichen sich auf die Rachentonsille beim Erwachsenen bezieht, bei welcher von einer normalen Configuration nicht mehr die Rede sein kann. Dass auch Tornwald bei seinen Untersuchungen meist mit pathologischen Rachentonsillen zu thun hatte, ergiebt sich aus seiner Beschreibung S. 22: Er konnte „am leichtesten und sichersten das nahezu constante Vorkommen einer Oeffnung und einer sich daran schliessenden Höhle oder eines blinden Kanals in der genannten Gegend des Nasenrachenraumes in denjenigen Fällen constatiren, wo das Gewebe der Tonsilla pharyngea ein sehr dünnes war, die Schleimhaut dem Rachendach glatt auflag und keine anderen Spalträume in ihr vorhanden waren.“ Dass ein derartiges Verhalten der Rachentonsille nicht als normal bezeichnet werden kann, dass vielmehr gerade die Spalten- und Leistenbildung, wie sie die kindliche Tonsille zeigt, zur Norm gehört, eine glatte Oberfläche derselben nur durch pathologische Veränderungen zu Stande kommt, ergiebt sich aus dem Gesagten.

Es liegt demnach die Vermuthung nahe, dass das, was Tornwald hier als Bursa pharyngea beschreibt, nichts anderes ist, als die mittlere Spalte der Tons. ph., welche in einigen Fällen durch Oberflächenverwachsung der beiden medialen Leisten in einen nach hinten offen gebliebenen Kanal verwandelt wurde, wie ich dies an einigen Präparaten gefunden habe.

Dafür spricht auch die weitere Schilderung T.'s, wonach er stets eine besonders ausgeprägte Furche genau in der Mittellinie des Rachendaches nachweisen konnte und wonach er zuweilen auch einen deutlichen Hinweis auf das von ihm gesuchte Gebilde durch eine an der wiederholt erwähnten Stelle gelegene trichterförmige Vertiefung fand, nach welcher sich strahlenförmig Furchen des adenoiden Gewebes hinzogen. Es entspricht dies allerdings dem Bilde, wie es sich bei der normalen Rachentonsille findet, allein diese von T. gesehene, besonders ausgeprägte Furche ist eben auch nichts anderes, als die

normalmässig an jeder Tons. ph. vorhandene und zu wiederholten Malen erwähnte mittlere Furche oder Spalte, die also nicht als ein selbstständiges anatomisches Gebilde, wie Tornwald meint, sondern als ein integrirender Theil der Tonsilla ph. anzusehen ist und „die trichterförmige Vertiefung, nach welcher sich strahlenförmig Furchen des adenoiden Gewebes hinzogen", entspricht der, wie wir gesehen haben, am Ende der mittleren Furche meistentheils vorhandenen Schleimhauteinsenkung, von der ich oben gesagt habe, dass sie an einzelnen Präparaten sich als Vereinigungspunkt der an dieser Stelle convergirenden und mit der mittleren Spalte communicirenden seitlichen Spalten resp. Lacunen darstelle.

Mit Rücksicht auf die hier erörterten Anschauungen glaube ich mich der Auffassung nicht verschliessen zu können, dass die pathologischen Zustände, welche Tornwald als Krankheiten der Bursa pharyngea beschreibt, im Wesentlichen nichts anderes sind. als Affectionen der Tonsilla pharyngea, die sich allerdings in den von T. beobachteten Fällen hauptsächlich auf die mittlere Partie der Tons. ph. resp. die mittlere Spalte derselben localisirten, was um so leichter zu erklären ist, als gerade diese Partie in Folge der im Vergleiche zu den seitlichen Spalten, beträchtlichen Tiefe zur Etablirung pathologischer Veränderungen: Ansammlung von Secreten, Cystenbildung, besonders geeignet ist.

Wenn demnach, wie aus dem Gesagten hervorgeht, eine Bursa pharyngea in dem Sinne Luschka's und Tornwald's nicht existirt, so bleibt noch die Frage zu erörtern, ob die an der betreffenden Stelle vorhandene Einsenkung der Schleimhaut, welche wir am besten mit Ganghofner als Recessus pharyngeus medius bezeichnen, überhaupt irgend welche Bedeutung in anatomischer oder physiologischer Beziehung hat. Die Ansicht Luschka's von der genetischen Beziehung des Schlundbeutels zur Hypophysis resp. der Rathke'schen Tasche ist bereits von Dursy (6) und später von Froriep (7) widerlegt worden. Beide Autoren fanden in der Gegend des Uebergangs des Schlundkopfgewölbes in die hintere Schlundwand eine gegen den Hinterhauptskörper gerichtete Ausbuchtung, welche nach Dursy später wieder verschwindet oder hie und da auch zurückbleibt und zur sogenannten Bursa pharyngea sich ausbildet. Froriep scheint unter 6 Embryonen verschiedener

Grösse diese sogen. Bursa nur 1 Mal bei einem Embryo von 3,8 cm Körperlänge gefunden zu haben, während sie bei den übrigen sowohl kleineren als grösseren (1,77—8,8 cm langen) fehlte. Die Spitze dieser embryonalen Bursa ph. zeigte sich eingesenkt in einen Haufen von Zellensträngen, welche der retropharyngealen Chorda angehören. Froriep hält es nun für wahrscheinlich, dass in den Fällen, wo eine retropharyngeale Chordaanhäufung bis an das Epithel des Schlundkopfes vordringt, eine Beziehung zwischen beiden sich herstellt, welche die berührte Stelle der Schleimhaut oder ihres Epithels bei einer später etwa folgenden Abdrängung der Schlundwand von der Schädelbasis an dieser festhält und so jene trichterförmige Ausstülpung zur Entstehung bringt. Ich will auf die Details der Untersuchungen über die Bedeutung dieser embryonalen Bursa ph. nicht weiter eingehen, da dieselben noch durchaus nicht abgeschlossen sind und behalte mir vor, die Resultate meiner, diese Frage betreffenden Untersuchungen, mit denen ich noch beschäftigt bin, später mitzutheilen.

Literatur.

1) Ganghofner, Ueber die Tonsilla und Bursa pharyngea. Sitzungsbericht der K. Acad. d. Wissensch. Bd. LXXVIII. Abth. III. 10. Oct. 1878 S. 182.

2) Luschka, Der Schlundkopf des Menschen. Tübingen 1868. S. 24.

3) Trautmann, Anatom., Pathol. und Klin. Studien über die Hypertrophie der Rachentonsille. Berlin. Hirschwald 1886. S. 4.

4) Tornwald, Ueber die Bedeutung der Bursa pharyngea für die Erkennung und Behandlung gewisser Nasenrachenraum-Krankheiten. Wiesbaden, Bergmann 1885.

5) Wendt, Krankheiten der Nasenrachenhöhle und des Rachens (von Ziemssen's Handbuch der Pathol. und Therap. VII. 1. Hälfte). S. 264 und 265.

6) Dursy, Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Tübingen 1869.

7) Froriep, Kopftheil der Chorda dorsalis bei menschlichen Embryonen. Beiträge zur Anatomie und Embryologie als Festgabe Jacob Henle zum 4. Oct. 1882 dargebracht von seinen Schülern. S. 26.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel III und IV.

Tafel III.

Fig. 1. 4. 5. 6. Tonsilla pharyngea in situ nach Entfernung des Unterkiefers mit allen Weichtheilen, des Zungenbeins und der Zunge, des Velum palatinum, in Fig. 1 und 5 auch das Palatum dur. Ausser in Fig. 1 ist auch der Kehlkopf entfernt.

Fig. 2. 3. 7. 8. Tonsilla pharyng. aus dem Nasenrachenraum herauspräparirt.

Fig. 1. 3 monatliches Kind. m. L. = mittlere Leiste. m. Sp. = mittlere Spalte. R. G. = Rosenmüller'sche Grube. (Rec. phar. lateral.) r. ph. m. = Einsenkung am hinteren Ende der mittleren Spalte (recess. pharyng. medius). h. Ph. = hintere Pharynxwand. T. E. = Pharyngealmündung der Tuba Eustachii. (Natürl. Gr.) (Die hier angegebenen Bezeichnungen gelten auch für die folgenden Figuren.)

Fig. 2. 1 Jahr altes Kind. Mittlere Leisten und mittlere Spalte besonders deutlich ausgeprägt. qu. L. = quer gegen die Rosenmüller'sche Grube verlaufende Leisten. (Natürl. Gr.)

Fig. 3. 4 monatl. Kind. An Stelle der medialen Spalte ein unpaarer Wulst = m. W. (Natürl. Gr.)

Fig. 4. 5 monatlicher Foetus. Tonsilla ph. bereits deutlich in ihrer normalen Configuration zu erkennen. (Natürl. Gr.)

Fig. 5. 1 Monat alter Knabe. An Stelle der einfachen Schleimhauteinsenkung findet sich am Ende der mittleren Spalte ein von dieser durch ein Verbindungsstück zweier Leisten getrenntes selbständiges Grübchen (r. ph. m.). Die Anordnung der Leisten zeigt nicht die Regelmässigkeit, wie in Fig. 1 uad 2. (Natürl. Grösse)

Fig. 6. 40jährige Frau. Sehr breite und tiefe mittlere Spalte, mittlere Leisten noch deutlich ausgeprägt. (Natürl. Gr.)

Fig. 7. Tonsilla ph. eines 40jährigen Mannes, mit ganz unsymmetrischer Anordnung der Leisten und Spalten. Zahlreiche Strang- und Brückenbildungen der Schleimhaut, besonders in der Rosenmüller'schen Grube rechterseits. (Natürl. Gr.)

Fig. 8. Tons. ph. einer 30jährigen Frau, mit durch partielle Verwachsungen der medialen und lateralen Spalten entstandenen Oeffnungen. Aus der Anordnung derselben lässt sich noch deutlich die frühere Configuration der Rachentonsille erkennen. (Natürl. Gr.)

Fig. 9. Sagittalschnitt durch den Fornix pharyngis und die entsprechende Partie der Schädelbasis (K. = Keilbeinkörper. P. b. = pars basilaris des Hinterhauptsbeines) eines 6 monatlichen Foetus in der Medianebene. r. ph. m. = recess. ph. med. F. b. = Fibrocatilago basilaris. a. G. = adenoides Gewebe. S. sph. o. = Synchondrosis spheno-occipital. (4 mal. Vergr.)

Tafel IV.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch den Fornix ph. und die entsprechende Partie der Schädelbasis eines neugeborenen Kindes in der Medianebene (4 mal. Vergr.) (Bezeichnungen wie in Fig. 9.)

Fig. 11. Medialer Sagittalschnitt durch die Tons. ph. eines 2 Monate alten Kindes: r. ph. m. = rec. pharyng. med., h. Ph. = hintere Pharynxwand. F. b. = Filrocatilago basil. L. M. = längs durchschnittene Muskeln. Qu. M. = quer durchschnittene Muskeln. B. = Bindegewebe. D. = Drüsen. A. G. = Adenoides Gewebe. E. = Epithel. (Hartnack Obj. 2, Ocul. 3.)

Fig. 12. Medialer Sagittalschnitt durch die Tons. ph. eines neugeborenen Kindes. Inmitten der Schleimhauteinsenkung (resp. des Rec. pharyng. med.) erhebt sich eine dieselbe in eine vordere (r. ph. m. [a.]) und eine hintere Partie (r. ph. m. [b.]) theilende Schleimhautfalte (Sch.). Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 11. (Hartnack Obj. 2, Ocul. 3.)

Ueber den Bau des Geruchsorganes bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien.

Von

Dr. **Alexander Dogiel,**
Prosector und Privatdocent an der Universität Kasan.

Hierzu Tafel V, VI und VII.

Die Structur des Geruchsorganes bei verschiedenen Thierarten diente seit lange schon vielen Beobachtern als ein Object ihrer Untersuchungen und bereits 1855 richteten Ecker und Eckhardt gleichzeitig die Aufmerksamkeit darauf, dass das Epithel der Regio olfactoria aus zweierlei Art von zelligen Elementen bestehe, nämlich aus Epithelzellen und aus zwischengelagerten schmalen, fadenförmigen Zellen.

Allein hinsichtlich der Frage, in welchen von den eben ge-

nannten Elementen die Fasern des N. olfactorius enden, blieben sowohl Ecker wie auch Eckhardt nur bei mehr oder weniger wahrscheinlichen Voraussetzungen stehen. Erst M. Schultze lieferte in seinen klassischen „Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei dem Menschen und den Wirbelthieren" (Halle, 1862) die erste exacte und eingehende Arbeit über das Geruchsorgan bei verschiedenen Arten der niederen und höheren Wirbelthiere. Aus den Untersuchungen von M. Schultze ging hervor, dass die Epithelschicht der Regio olfactoria aus zweierlei Art von Zellen besteht, welche sich sowohl in ihrer Form und Structur, als auch in ihrem Verhalten zum Riechnerven scharf von einander unterscheiden. Die einen derselben nannte er Epithel-, die anderen dagegen Riechzellen.

Die ersteren erscheinen verhältnissmässig massiv und haben mit den Nerven nichts gemein, die letzteren dagegen sind sehr schlank und bestehen aus einem dickeren peripherischen Theile und einem dünnen, varicösen centralen Fortsatze; letzterer soll, nach M. Schultze, mit den aus den Endzweigen des N. olfactorius hervorgehenden Primitivfibrillen in directem Zusammenhange stehen. Indess gelang es M. Schultze nicht, sich von dem Uebergange des Centralfortsatzes der Riechzellen in die Nervenfibrillen zu überzeugen und er hielt daher den besagten Uebergang nur für höchst wahrscheinlich.

Die Untersuchungen von M. Schultze riefen bald darauf eine ganze Reihe von Controlarbeiten hervor (Kölliker, Babuchin, W. Krause, Paschutin, Çisoff, Brunn u. And.), doch gelang es keinem der betreffenden Autoren, die bereits von ihrem berühmten Vorgänger gewonnenen Resultate um ein Wesentliches zu erweitern. Durch sämmtliche Arbeiten der genannten Beobachter wurden zwar die Befunde von M. Schultze bestätigt, doch konnte keiner von ihnen den directen Zusammenhang des Centralfortsatzes der Riechzelle mit der Primitivfibrille deutlich constatiren.

Es boten zwar mit Gold imprägnirte Präparate Babuchin (bei der Schildkröte) sowie Çisoff (bei dem Frosche) Gelegenheit, in je einem einzelnen Falle den Uebergang der aus den Endzweigen des Olfactorius hervorgehenden Nervenfibrillen direct bis an die Epithelschicht, ja fast bis an die Kerne der Riechzellen zu verfolgen. Brunn sah an mit Gold behandelten Schnitten der

Riechschleimhaut, dass die Nervenfasern in die Epithelschicht drangen, wo sich indess bald ihre weitere Spur verlor.

Von allen Beobachtern, die die Arbeit von M. Schultze einer Nachprüfung unterwarfen, gelangte Exner allein, auf Grund einer ganzen Reihe von Untersuchungen, zu Resultaten, die in mehrfacher Hinsicht von den M. Schultze'schen Befunden abwichen.

Indem Exner das Riechepithel bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Säugern untersuchte, fand er, dass zwischen den Epithel- und den Riechzellen keineswegs ein so scharfer Unterschied bestehe, wie ihn M. Schultze constatirt haben wollte; im Gegentheil, es lasse sich eine ganze Reihe von Uebergangsformen zwischen den erst- und den letzgenannten Zellen nachweisen. Was die Endigung des N. olfactorius selbst anlangt, so bilden, nach Exner, die Endverästelungen des genannten Nerven dicht unterhalb der Epithelschicht einen förmlichen Plexus protoplasmatischer Fäden; in den Maschen dieses Plexus liegen runde oder oval längliche Kerne. In den besagten Plexus gehen sowohl die Centralfortsätze der Epithelzellen als auch die der Riechzellen direct über.

Allein die Beobachtungen Exner's wurden durch nachträgliche Untersuchungen von Brunn, Paschutin, Çisoff, Löwe, Retzius u. And. nicht bestätigt und stehen selbige bis jetzt ganz isolirt da.

Letzterzeit gelang es Ranvier beim Hechte und bei den Säugethieren, sowohl mittelst der Goldimprägnation, als auch bei Behandlung der Präparate mit schwachem Alkohol und mit Osmiumsäure, des Eintrittes der Riechnervenfasern in die Epithelschicht ansichtig zu werden. Hier biegen die genannten Nerven unmittelbar über den Basalzellen um und gewinnen, indem sie sich verschiedenartig kreuzen, das Ansehen eines Plexus. Mithin bilden, zufolge Ranvier, die Zweige des N. olfactorius keinen subepithelialen, sondern einen intraepithelialen Plexus und mit diesem letzteren sollen die Riechzellen in Verbindung treten.

Sowohl um die Beobachtungen von Exner zu prüfen, als auch im Hinblicke darauf, dass bis jetzt noch der Zusammenhang der Olfactoriusfasern mit den Riechzellen keineswegs festgestellt und dass auch die Frage über das Wo? dieser Vereinigung ebenfalls noch ihrer definitiven Lösung harrt, ging ich auf's Neue an

eine Untersuchung des Geruchsorganes bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien.

Knorpelfische (Ganoidei).

Die Structur der Riechgegend bei den Ganoiden ist bis jetzt, meines Wissens, nur von Grimm[1]) untersucht worden; doch trägt die Arbeit dieses Beobachters mehr den Character einer kurzen Mittheilung, denn einer eingehenden wissenschaftlichen Abhandlung.

Grimm unterscheidet in der Epithelschicht der Regio olfactoria zweierlei Arten von Zellen, nämlich Epithel- und fadenförmige, sogen. Riechzellen. Die ersteren besitzen, nach Grimm, eine cylindrische Form, verjüngen sich aber gegen ihr unteres Ende und bestehen aus einem körnigen Protoplasma. Die äusseren Enden der genannten Zellen erscheinen dagegen ein wenig breiter und die Oberfläche derselben erscheint längsgestreift. Die letztgenannte Art, welche Grimm fadenförmige Zellen nennt, stellen sehr feine, in die Länge gezogene zellige Gebilde dar, deren Kern je einen peripherischen, dickeren und je einen centralen sehr feinen Faden entsendet. Das obere Ende des peripherischen Fadens (Fortsatzes) trägt ein Härchen, welches aus einer glashellen structurlosen Masse besteht und unter Zusatz von Wasser und anderen Reagentien in eine Unzahl von Körnchen zerfällt. Zufolge den Beobachtungen von Grimm wird der peripherische Faden von einem anderen, noch feineren Fädchen durchsetzt; letzteres gelangt bis an den Kern und umschlingt denselben. Dieses Fädchen hält Grimm für den Axencylinder der Nervenfaser. Ausser den fadenförmigen trifft man noch cylindrische oder kegelförmige Zellen, deren äusseres Ende gezähnelt erscheint, während das innere Ende in einen Faden übergeht. Im Uebrigen unterscheiden sich die letztgenannten Gebilde in ihrer Structur nicht von den fadenförmigen Zellen und daher werden sie von Grimm als eine Modification dieser letzteren betrachtet.

Was schliesslich die Endigung des Riechnerven anlangt, so behauptet Grimm an mit Zuckerwasser ausgewaschenen oder mit Osmiumsäure behandelten Präparaten beobachtet zu haben,

---

1) Ueber die Endigung der Nervenfasern in dem Geruchsorgane bei Stören. — Arbeiten der St. Petersburger Naturforscher-Versammlung. Bd. IV, 1873. pg. 114—122.

wie ein Nervenzweig gegen die Epithelschicht aufsteigt und unweit derselben in eine Menge von Fasern zerfällt; letztere dringen in das Epithel ein und gehen hier direct in die Fäden (centralen Fortsätze) der fadenförmigen Zellen über. Dies ist die einzige, in Obigem ziemlich ausführlich referirte Arbeit über das Geruchsorgan bei Stören, welche bis jetzt veröffentlicht ist.

Was meine eigenen Untersuchungen betrifft, so wurden sie an dem Sterlet (Acipenser ruthenus) und dem russischen Störe (A. Gueldenstaedti) ausgeführt.

Das Geruchsorgan ist bei den Ganoiden in besonderen Vertiefungen oder Riechgruben gelegen, die in den Schädelknorpeln, vor dem Processus orbitalis liegen. Diese Riechgruben haben eine rundliche oder ovale Form, eine ziemlich beträchtliche Tiefe und sind oben von einer ziemlich breiten, häutigen, bisweilen aber knorpeligen Brücke überdeckt, welche von der Mitte des unteren Randes der Riechgrube zu dem oberen Rande derselben reicht, und dadurch den Eingang zum Theil verdeckt.

Die Wände der Riechgrube sind von einer Schleimhaut ausgekleidet; letztere legt sich in einiger Entfernung von dem Eingange der Riechgrube in eine ganze Reihe von Falten, die strahlenförmig zum Boden derselben convergiren (Taf. V, Fig. I a). Denkt man sich die inneren Enden der Schleimhautfalten geradlinig verlängert, so treffen diese Linien in einem Punkte zusammen, der nicht central an dem Boden der Riechgrube, sondern dem oberen (inneren) Rande der letzteren näher, mithin excentrisch gelegen ist. Bei einer solchen Lage des besagten Vereinigungspunktes ist es natürlich, dass die Länge der Schleimhautfalten von unten (aussen) nach oben (innen) allmählich abnimmt, so dass die am meisten nach innen gelegenen Falten fast um die Hälfte kürzer sind, als die lateralen. Die inneren Enden sämmtlicher Schleimhautfalten treten nicht in Berührung mit einander, sondern stehen von einander in einer gewissen Distanz ab und umgrenzen eine kleine, leicht convexe, glatte Fläche von runder Form (Taf. V, Fig. I c). Die Höhe der Falten, sowie theils auch die Dicke derselben nimmt meist von unten nach oben merklich ab und daher erscheinen die unteren (äusseren) Falten dicker als die oberen (inneren).

Ausserdem erscheint das äussere freie Ende einer jeden Falte stets dicker und höher, während gegen den Boden der Riechgrube die Falten sowohl an Höhe und Dicke, als auch mitunter an Breite

verlieren, um schliesslich an dem mitunter etwas verjüngten, inneren Ende in das Gewebe der glatten basalen Schleimhautfläche überzugehen. An ihrer Basis erscheinen die Falten ebenfalls breiter als an ihrem Gipfel. Der äussere, sowie der obere freie Rand der Schleimhautfalten erscheinen gewöhnlich völlig glatt und gehen in einander, sowie auch in die laterale Fläche der Falten fast unter geradem Winkel über (Taf. V, Fig. I d, e). Die Entfernung zwischen zwei primären Falten wird, je mehr sich letztere der ebenen Fläche der Riechgruben nähern, gleichfalls allmählich geringer. Die Zahl der beschriebenen primären Schleimhautfalten schwankt bei den Ganoiden zwischen 20—24.

Ausserdem nimmt man an den Seitenflächen der primären Falten eine ganze Reihe kleiner rippenartiger Erhebungen (secundäre Falten) wahr, deren Zahl an jeder Seitenfläche sich auf 8—13 und mehr beläuft, je nach der Höhe und Länge der primären Falten (Taf. V, Fig. I b). Die secundären Falten beginnen grösstentheils nahe dem äusseren und oberen Rande der primären Falten und stehen zu der Basis dieser letzteren oder zu der ebenen Fläche der Geruchsgrube unter einem etwas schiefen Winkel; letzterenfalls erreichen die secundären Falten meist die genannte Fläche nicht, sondern verlieren sich in grösserem oder geringerem Abstande von derselben.

Die Ränder der secundären Falten erscheinen, gleich den der primären, vollkommen glatt und etwas abgerundet. An der Oberfläche einiger secundärer Falten trifft man bisweilen noch etliche winzige tertiäre Falten.

Soweit ersieht man aus der makroskopischen Beschreibung des Geruchsorgans der Ganoiden, dass dasselbe in seiner Structur dem Geruchsorgane der höher organisirten Knochenfische (Hecht) ziemlich nahe steht; ein wesentlicher Unterschied besteht nur darin, dass die Anzahl der Falten, sowie der Umfang und die Tiefe der Riechgrube bei den ersteren weit grösser und dass die Falten derselben stärker entwickelt und schärfer ausgesprochen sind, als dies bei den Knochenfischen der Fall ist. Der letzterwähnte Umstand dient mit zur Bestätigung der interessanten Befunde von Perejaslawzewa[1], deren Beobachtungen zufolge,

---

1) Ueber den Bau und die Form des Geruchsorganes bei Fischen. Arbeiten der St. Petersburger Naturforscher-Gesellsch. Bd. IX, pag. 36—49. 1878 (russ.).

die im Allgemeinen niedriger organisirten Fische ein verhältnissmässig höher entwickeltes und complicirteres Geruchsorgan besitzen als die höher organisirten.

Um die mikroskopische Structur der Riechschleimhaut, vor Allem aber die des Riechepithels zu studiren, benutzte ich in sämmtlichen von mir untersuchten Fällen sowohl Schnitt- als auch Zupfpräparate. Die Riechschleimhaut in toto oder aber einzelne primäre Schleimhautfalten wurden in einer gesättigten Sublimatlösung und in Alkohol, oder in Müller'scher Flüssigkeit, in Osmiumsäure (1%), in Flemming'scher Lösung oder endlich in einer $\frac{1}{2}$ procentigen Goldchloridlösung gehärtet und darauf zu Längs- und Querschnitten verwandt. Die in Sublimat gehärteten Präparate wurden nach der Methode von Heidenhain gefärbt, während die mit Osmiumsäure oder Müller'scher Flüssigkeit behandelten Präparate mit Hämatoxylinlösung oder Karmin gefärbt und nach Celloidin- oder Paraffineinschluss mit dem Mikrotome geschnitten wurden.

Behufs der Isolation der zelligen Elemente der Regio olfactoria härtete ich die Schleimhaut in Osmiumsäure und macerirte darauf das Präparat in Wasser oder Chloralhydratlösung. Gewöhnlich exstirpirte ich dem lebenden Thiere die ganze Schleimhaut der Riechgrube und zerschnitt erstere in mehrere kleine Stückchen oder ich schnitt die primären Schleimhautfalten einzeln ab und legte sie auf 18—24 Stunden in einige Cub.-C. einer 1 procentigen Osmiumsäurelösung, die im Dunkeln aufbewahrt wurde. Nach Verlauf der angegebenen Zeit nahm ich die Stückchen aus der Osmiumsäure heraus, wusch sie in destillirtem Wasser und legte sie darauf zur Maceration in 2—3 Cub.-C. Wasser oder in eine gleiche Quantität 1 procentiger Chloralhydratlösung. Bei der beschriebenen Behandlungsweise werden die zelligen Elemente sehr gut erhalten und sind bereits nach 1—3 Tagen äusserst leicht zu isoliren; die Untersuchung der Präparate in einem Tropfen der Macerationsflüssigkeit selbst ist der Aufhellung durch Glycerin oder andere zu diesem Zwecke empfohlene Flüssigkeiten bei weitem vorzuziehen.

An Quer- und Längsschnitten, die entweder durch das ganze, nach einer der angegebenen Methoden gehärtete Geruchsorgan oder durch einzelne Schleimhautfalten geführt sind, ist ersichtlich, dass die Schleimhaut der Riechgrube bei den Ganoiden aus einem ziem-

lich lockeren und zellreichen Bindegewebe besteht (Taf. V, Fig. II a). Unter den Bindegewebselementen trifft man zahlreiche sternförmige Pigmentzellen; dieselben sind in dem subepithelialen Bindegewebe stärker vertreten; besonders häufig trifft man sie in der Region der ebenen Fläche, welch letztere in Folge davon braun oder schwarz pigmentirt erscheint und dadurch von den sie umgebenden inneren Enden der primären Falten scharf absticht.

Die Ränder und Seitenflächen der primären Falten (Taf. V, Fig. II d) sowie die dazwischen liegenden Vertiefungen (Taf. V, Fig. II f) sind von einem mehrschichtigen Pflasterepithel bedeckt, welches continuirlich auf die ebene Fläche sich fortsetzt; in der obersten Zellenreihe dieses Pflasterepithels findet man neben den Epithelzellen noch eine Menge Schleimzellen (Taf. V, Fig. II d). Die secundären und tertiären Falten betreffend, so sind die Ränder derselben von einem einschichtigen Flimmerepithel (Taf. V, Fig. II e, c), der Faltengrund dagegen von einem characteristischen Riechepithel bekleidet (Taf. V, Fig. II g). Letzteres sieht man gewöhnlich gruppenweise, in Gestalt tonnenförmiger Gebilde angeordnet, welch letztere in dem Geruchsorgane der Knochenfische, Reptilien u. A. von Blaue[1]) beschrieben und von ihm zuerst „Geruchsknospen" genannt wurden (Fig. II g).

Das die secundären und tertiären Falten bekleidende Flimmerepithel besteht aus einer einzelnen Reihe ziemlich langer, cylindrischer oder kegelförmiger Zellen. Das innere Ende der letzteren verjüngt sich allmählich, um in einen mehr oder weniger feinen Fortsatz überzugehen (Fig. III 1, 2, 3). Die erstgenannten Zellen behalten der ganzen Länge nach annähernd die gleiche Dicke und zerfallen an ihrem inneren Ende nicht selten in mehrere feine Ausläufer, die mit ihren etwas verbreiterten Enden sich dem unterliegenden Bindegewebe anschmiegen. Die Zellkerne sind oval oder mehr abgerundet, ziemlich gross und nehmen entweder die Mitte der Zelle oder den unteren Theil des peripherischen, breiteren Zellen-Abschnittes ein; letzteres sieht man in den Zellen, deren unteres Ende in den feinen Centralfortsatz übergeht.

Der Kern besteht aus einem weitmaschigen Kernnetze, in dessen Zwischenräumen mehrere grosse Kernkörperchen liegen. Die Zellsubstanz selbst anlangend, so besteht dieselbe aus einem

---

1) Ueber den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Zoologischer Anzeiger. Nr. 127. p. 657—660. 1882.

feinmaschigen Fadennetze; sie erscheint undurchsichtig und wird von der Osmiumsäure gelblich gefärbt. Das äussere Ende der beschriebenen Zellen erscheint etwas verbreitert und enthält gewöhnlich eine grössere oder geringere Menge von Pigment. An der freien Zellenoberfläche bemerkt man einen schmalen, ziemlich glänzenden Saum, der eine Unzahl feiner und langer Cilien trägt.

Bei starken Vergrösserungen gewahrt man nicht selten sehr deutlich den Uebergang der etwas verdickten Centralenden der Flimmerhäärchen in das Fadennetz der Zelle selbst.

Zwischen den Epithelzellen liegen noch „Becherzellen" von verschiedener Form und Grösse, und ausserdem noch runde, ganz helle, ziemlich grosse, von einer glänzenden Hülle umschlossene, kugelförnige Gebilde. An der Peripherie der genannten Gebilde sieht man einen abgeflachten Kern, welcher der Hülle anliegt und bisweilen von einer geringen Menge mehr oder weniger durchsichtiger Zellensubstanz umgeben wird; diese Gebilde gehören höchst wahrscheinlich zu den sogenannten Schleimzellen von Leydig.

An Quer- und Längsschnitten der mit Osmiumsäure und Hämatoxylin behandelten primären Falten ist leicht ersichtlich, dass die Becherzellen vorwiegend häufig in der Epithelschicht der Ränder (Gipfel) der secundären und tertiären Faiten vorkommen; die Substanz der Becherzellen wird von dem Hämatoxylin intensiv violett gefärbt. Die Zellen von Leydig liegen in der Tiefe der Epithelschicht, nahe dem unterliegenden Bindegewebe und die Substanz dieser Zellen wird von dem Hämatoxylin ebenso intensiv gefärbt, wie die der Becherzellen.

Ausser den eben beschriebenen Zellformen sind als ein Bestandtheil der Flimmerepithelschicht noch andere zellige Gebilde zu erwähnen, die ihrer Form und Lage nach den in der Schicht des Riechepithels bekanntlich stets vorkommenden Basalzellen entsprechen. Diese Zellen haben eine unregelmässig-sternförmige Gestalt und erreichen eine ziemlich beträchtliche Grösse; sie erscheinen abgeplattet und enthalten grosse, ovale, helle, meist je zwei grosse Kernkörperchen tragende Kerne; die Kernkörperchen sind meist in der Nähe der beiden Kernpole gelagert (Fig. IV 1, 2).

Die Zellsubstanz erscheint leicht gestreift, wenig durchsichtig und gibt mehrere, mitunter sehr breite, membranös abgeplattete Fortsätze, die sich mit denen der umliegenden Zellen vereinigen.

Während ihres Verlaufes erscheinen die Fortsätze der sternförmigen Zellen gewunden, stellenweise gleichsam geknickt und ihre Ränder mehr oder weniger gezähnelt. An Isolationspräparaten stösst man häufig auf Gruppen solcher Zellen, die vermittelst ihrer Fortsätze mit einander zusammenhängen und zwischen letzteren sieht man Lücken von verschiedener Gestalt und Grösse; an den Vereinigungslinien der Fortsätze gelang es mir nicht die Anwesenheit einer Kittsubstanz zu bemerken. Der den Kern enthaltende Theil der Zelle erscheint gewöhnlich verdickt und liegt mitunter recht tief zwischen den Centralenden der übrigen Epithelzellen.

Abgesehen von all den bisher aufgezählten Zellformen treffen wir unter dem Flimmerepithel noch eine Menge runder oder leicht ovaler, in verschiedener Höhe über dem Niveau des subepithelialen Bindegewebes gelagerter Zellen (Fig. III, 2a, 3a). Diese Gebilde werden von der Osmiumsäure dunkel gefärbt; sie enthalten runde helle Kerne und gehören zu den Leucocyten, welche letzere gemäss den in anderen Körperregionen angestellten Beobachtungen von Stöhr[1]), R. Drews[2]), C. Möbius u. A., aus dem unterliegenden Bindegewebe in die Epithelschicht dringen und hier sogar an die freie Oberfläche der Epithelzellen heraustreten können. An Zupf- wie an Schnittpräparaten sieht man gewöhnlich einige der Leucocyten im Bereiche des inneren, andere dagegen innerhalb des peripherischen Zellenabschnittes zwischen den epithelialen Elementen liegen (Fig. III, 2a, 3a); an der Oberfläche der letzteren beobachtet man hierbei ziemlich tiefe Ausbuchtungen, die der Convexität der anliegenden Leucocyten entsprechen. Einige Leucocyten dringen sogar in das Innere der Epithelzellen und lagern sich in dem verdickten Zelltheile, oberhalb des Kerns (Fig. III, 3a). Mitunter sieht man einen Leucocyten zu $^2/_3$ innerhalb der Epithelzelle liegen, während ein Drittel desselben nach aussen vorragt. Ferner erblickt man mitunter einen Leucocyten, der zum Theil aus der Epithelschicht ausgetreten und bereits theilweise an der freien Oberfläche der Zellen liegt, zum Theil aber noch zwischen den Epithelzellen steckt. Kurzum, an ein und demselben Präparate gelingt es oft

1) Ueber die peripheren Lymphdrüsen. Sitzungsb. d. physiol. med. Gesellsch. in Würzburg. 1883. Mai 13.

2) Studien über die Regeneration der Gewebe. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 24. 1884. III. Heft. pg. 338.

die Lymphkörperchen in verschiedenen Phasen ihrer Wanderung durch die Dicke der Epithelschicht anzutreffen.

Als Bestandtheile der Geruchsknospen sämmtlicher von uns untersuchten Ganoiden lassen sich zweierlei Arten von zelligen Elementen unterscheiden, nämlich die Stützzellen (Epithelzellen) und die Riechzellen (Nervenzellen); zwischen diesen beiden Arten besteht ein scharfer Unterschied.

Die Stützzellen erscheinen im Allgemeinen in Form sehr dünner gebogener membranöser Plättchen, deren unterer, etwas verdickter Theil den ovalen Kern beherbergt (Taf. V, Fig. V, VI, 1, 2, 3...). Unter den plattenförmigen Stützzellen sind stets 2 Formen zu unterscheiden, nämlich solche, die mit Flimmerhäärchen versehen sind (Fig. V, 1 a, 2 a) und andere, die derselben entbehren. Die ersten erscheinen in Gestalt homogener Plättchen, deren peripherisches und centrales Ende dicker sind als der übrige Theil der Zelle; das Centralende verjüngt sich gewöhnlich ein wenig, um in einen einzelnen oder in mehrere mehr oder weniger schmale Füsschen überzugehen. Ein jedes dieser Füsschen endet schliesslich mit einer trompetenförmigen Anschwellung, deren Sohle auf das unterliegende Bindegewebe sich stützt (Fig. VI, 1, 2, 3, 4 a). Nicht selten ist der Stützzellenfuss mit dünnen scheibenartigen Fortsätzen versehen, die sich mit denen der benachbarten Stützzellen vereinigen.

In dem unteren Theile der Zelle, fast unmittelbar vor deren Uebergange in das Füsschen, liegt ein grosser, ovaler, seitlich leicht abgeflachter Kern; letzterer erscheint ganz hell, homogen, enthält ein oder mehrere Kernkörperchen und besitzt keine scharf ausgesprochene Grenzen (Taf. V, Fig. V, 1, 2 a). Die um den Kern gelagerte Zellensubstanz (d. h. das verdickte Ende der Zelle) besteht, wie starke Vergrösserungen (Syst. F, Oc. 4 Zeiss) zeigen, aus einem sehr dünnmaschigen Fadennetze. Der ganze übrige Theil der Zelle bis hart an deren oberes verdicktes Ende besitzt die Form einer dünnen, verschiedenartig gebogenen homogenen Scheibe, die selbst bei starken Vergrösserungen keine weitere Structur erkennen lässt.

In der Mehrzahl der Fälle sind die erwähnten Scheiben so dünn, dass nur die Ränder derselben in Gestalt verschiedenartig gebogener glänzender Linien hervortreten. An der Oberfläche des abgeplatteten Theiles der Stützzellen gewahrt man Vertiefungen und Unebenheiten, welche vollkommen der convexen Oberfläche

der anliegenden Riechzellen entsprechen; letztere sind nämlich von den Stützzellen gewöhnlich von allen Seiten umschlossen.

Das äussere freie und verdickte Ende der Stützzellen besteht, ähnlich dem inneren Ende, aus einem feinmaschigen Fadennetze, in dessen Zwischenräumen sich mitunter eine Menge gelber Pigmentkörnchen ansammelt und der besagten Zellenpartie eine gelbliche Färbung verleiht. Rings um das äussere Ende der Stützzellen verläuft ein feiner glänzender Saum, welcher stets ein Büschel langer Cilien trägt (Fig. V, 1, 2 a, 3 a . . .). Nicht selten lässt sich bei starken Vergrösserungen der Uebergang der etwas verdickten Centralenden der Cilien in das Fadennetz (Spongioplasma) der Zelle verfolgen. Ihrer Structur und Form nach gleichen die betreffenden Zellen vollkommen den von Retzius[1]) bei den Cyclostomen beschriebenen Stützzellen.

Was die zweite Form der Stützzellen anlangt, so zeichnen sie sich vor den oben beschriebenen dadurch aus, dass sie fast ihrer ganzen Länge nach — von dem freien Ende an bis zu dem Uebergange in das Füsschen — eine gleichartige Structur bewahren, d. h. in Gestalt äusserst dünner homogener Plättchen erscheinen; nur der untere, kerntragende Zelltheil ist leicht convex ausgebaucht (Fig. VI, 1, 2, 3, 4, 5 a, 6 a, 7 a, 8 a, 9 a, 10 a).

Gewöhnlich sind die betreffenden Zellen so dünn, dass nur die bogenförmig gekrümmten glänzenden Ränder derselben sichtbar sind, während der übrige Theil der Zelle nur mit Hülfe färbender Substanzen (Saffranin, Bismarckbraun etc.) der Beobachtung zugänglich gemacht werden kann. Der peripherische, freie Zellenrand erscheint stets in Form einer gebogenen, mehr oder weniger glänzenden Linie und trägt keine Cilien. Das kerntragende Zellende geht unmittelbar in einen feinen oder aber mehr dicken Fuss über, der seinerseits mit einer trompetenförmigen Anschwellung endet; nicht selten trifft man indess Zellen mit 2 und mehr Füsschen (Fig. VI, 3). Sowohl in den Stützzellen der ersten wie auch in denen der letzteren Art liegen die Kerne, wie bereits oben bemerkt, in dem unteren Zelltheile und bilden solcherweise die innerste Kernschicht der Geruchsknospen (Fig. VI, 1, 2, 3, 4 . . .).

Hier sei noch bemerkt, dass unter den Stützzellen zweiter

---

1) Das Riechepithel der Cyclostomen. Archiv f. Anatomie und Physiologie. 1. Heft 1880. pg. 9.

Art, d. h. den wimperlosen Zellen, häufig solche angetroffen werden, dessen oberes (äusseres) Drittel die Form sehr feiner, von der einen Seite convexer, von der anderen Seite dagegen concaver Plättchen hat. Die übrigen zwei Drittel der Zelle erscheinen als eine gerade und flache Scheibe; in dem oberen, seltener aber in dem unteren Theile der letzteren, befindet sich ein ovaler Kern. Das untere sich verschmälernde Zellende trägt das Füsschen mit der trompetenförmigen Anschwellung (Fig. VII, 1, 2, 3). Die eben beschriebenen Zellen haben ihrer äusseren Form nach Aehnlichkeit mit einem Theelöffel. Wenn sich eine solche Zelle im Profil präsentirt, so gewinnt sie das Ansehen einer mehr oder weniger feinen, glänzenden, bogenförmig gekrümmten, doppeltcontourirten Linie und nur die den Kern beherbergende Stelle erscheint etwas verdickt (Fig. VII, 3).

An Isolationspräparaten sieht man meist je zwei solcher löffelförmiger Zellen derart neben einander liegen, dass die unteren zwei Drittel derselben mit ihren Flächen einander ziemlich nahe stehen, die oberen Drittel dagegen sich nur mit ihren Rändern berühren (Fig. VII, 2).

Bei einer solchen Lage der erwähnten Zellen bildet sich zwischen den peripherischen concaven Abschnitten eines jeden Zellenpaares ein Hohlraum; letzterer dient, wie wir weiter unten sehen werden, zur Aufnahme einer besonderen Art von Riechzellen, welche ich Riechzapfen genannt habe. Was die Länge sämmtlicher Stützzellen anlangt, so hängt dieselbe selbstverständlich von der Gesammtdicke der Riechepithelschicht ab. Somit unterscheiden sich die beiden Arten der soeben beschriebenen Stützzellen dadurch dass die einen noch theilweise den Character des Flimmerepithels beibehalten, während die anderen vollständig in membranös plattenförmige Gebilde umgewandelt sind.

In die Kategorie der Riechzellen gehören bei den Ganoiden dreierlei Arten von Zellen, die von einander sich durch ihre Form, ihre Lage und theils auch durch ihre Structur unterscheiden. Die erste Art entspricht ihrer Form nach den Riechzellen von M. Schultze und ist von dem genannten Beobachter, sowie von Langerhans[1]), Retzius[2]) u. A. bei Myxine glutinosa und

1) Untersuchungen über Petromyzon Planei. Berichte über d. Verhandlungen der naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg. Bd. VI. Heft III. 1873. p. 50.

2) l. c.

den Plagiostomen beschrieben. Die Zellen zweiter Art sind bei den Ganoiden in verhältnissmässig geringer Anzahl vorhanden und besitzen die Gestalt dicker Cylinder. Die beiden oben genannten Zellformen kann man füglich unter dem Namen „Riechcylinder (Riechstäbchen)“ zusammenfassen. Was endlich die dritte Art der Riechzellen anlangt, so haben dieselben eine zapfen- oder tonnenförmige Gestalt, so dass man sie „Riechzapfen“ nennen kann.

a) Die Riechzellen von M. Schultze bestehen aus einem mehr weniger verdickten Theile — dem (spindelförmigen oder abgerundeten) Körper, welcher zwei Fortsätze sendet, nämlich einen ziemlich dicken peripherischen und einen feinen, varicösen centralen Fortsatz (Fig. V, 2b, 3b, 4b, 5b; Fig, VI, 5b, 6b, 7b, 8b, 9b, 10b; Fig. VIII, 1, 2, 3b, 4b . . .). Der Zellkörper enthält einen grossen, hellen, ovalen, mitunter aber runden Kern, der gewöhnlich ein sehr scharf ausgesprochenes, weitmaschiges glänzendes Kernnetz aufweist; in den Zwischenräumen dieses letzteren liegen ein oder mehrere Kernkörperchen und zwar trifft man sie meist in der Nähe der Kernperipherie. Die Zellsubstanz sammelt sich in grösserer Menge um den oberen Kernpol und geht hier, indem sie entweder allmählich oder plötzlich sich verjüngt, in den peripherischen Fortsatz über. Bisweilen ist an dem Ansatzpunkte des Fortsatzes an den Zellkörper eine mehr oder weniger deutlich ausgesprochene Einschnürung zu bemerken, d. h. der Zellkörper verjüngt sich fast plötzlich sehr bedeutend, um darauf bei dem Uebergange in den peripherischen Fortsatz auf's Neue etwas an Breite zu gewinnen (Fig. V, 3b; Fig. 6, 7b). An mit Osmiumsäure behandelten Präparaten erscheinen die peripherischen Fortsätze, wie auch der Zellkörper selbst, gelblich oder dunkel gefärbt und weisen stets eine scharf ausgesprochene Längsstreifung auf; die letztere ist dadurch bedingt, dass die Substanz des peripherischen Fortsatzes aus feinsten Fäden besteht, welche continuirlich in die gleichartigen Fäden, resp. in das feinmaschige Netz des Zellkörpers übergehen.

Die peripherischen Fortsätze erscheinen gewöhnlich glatt und selten nur sind an ihren Seitenflächen seichte Vertiefungen bemerkbar, die augenscheinlich durch den Druck der umliegenden Zellen hervorgerufen sind.

Der peripherische Fortsatz verschmächtigt sich an seinem freien Ende plötzlich, um darauf in einen kurzen Ansatz auszulaufen (Fig. V, 2b, Fig. VI, 5b, 6b . . .; Fig. VIII, 1, 2). Letzterer er-

reicht die freie Oberfläche der Epithelschicht, wird hier ein wenig breiter und sendet schliesslich ein ganzes Büschel sehr feiner, nicht selten varicöser Riechhäärchen. Letztere stehen an Länge den Flimmercilien der oben beschriebenen Stützzellen stets etwas nach. Die Uebergangspunkte der Ansätze in die Cilien sind durch eine Reihe kleiner, glänzender Punkte gekennzeichnet, welch letztere wahrscheinlich einer leichten Anschwellung des Centralendes der Cilien entsprechen (Fig. V, 2 b . . .; Fig. VI, 5 b, 6 b . . .; Fig. VIII, 1, 2 . .). Bei starken Vergrösserungen ist es leicht zu constatiren, dass die Cilien direkt in die den peripherischen Fortsatz durchsetzenden Fäden übergehen.

An dem freien Ende des peripherischen (oder genauer, des secundären) Fortsatzes tritt oft ein kleiner homogener Eiweisstropfen hervor, der neben den Cilien an der Epithelschicht vorragt; der erwähnte Tropfen nimmt unter dem Einflusse der Osmiumsäure eine gelbliche Färbung an; von dem Hämatoxylin wird er dagegen gar nicht gefärbt. Aehnliche Eiweisstropfen trifft man nicht selten auch in den Flimmerepithelzellen; sie sind den Tropfen sehr ähnlich, welche gemäss den Beobachtungen von Cisoff[1]) bei Ruptur der Nervenfaser aus dem Axencylinder hervorquellen. Das Austreten des Eiweisstropfens findet in unserem Falle seine wahrscheinlichste Erklärung in der Einwirkung der Härtungsmittel, unter deren Einflusse ein Theil des halbflüssigen Hyaloplasma aus der Zelle ausgepresst wird. Die M. limitans olfactoria von v. Brunn betreffend, so konnte ich bei den Ganoiden keine auf die Anwesenheit dieser Membran hindeutenden Merkmale finden. Die Länge der peripherischen Fortsätze ist durch die Lage der Zelle selbst, d. h. durch die Entfernung der letzteren von dem unterliegenden Bindegewebe bedingt; die Dicke der Fortsätze ist recht beträchtlich und übertrifft die Dicke der gleichartigen Riechzellen bei dem Hechte und Frosche.

Nach andauernder Maceration, nach Einwirkung schwacher Osmiumsäurelösungen etc. bilden sich an den peripherischen Fortsetzungen mitunter Verdickungen, die an die varicösen Anschwellungen der Nervenfasern erinnern.

Die Riechzellen von M. Schultze sind, wie bereits oben be-

1) Das Gehörlabyrinth der Knorpelfische p. 73. Arbeiten der Naturforscher-Gesellsch. an d. Univers. Kasan. Bd. IX, Lief. III 1880 und dieses Archiv Bd. 18.

merkt, ihrer ganzen Länge nach von den plattenförmigen Stützzellen umschlossen und oft prägt sich an diesen letzteren die Form der Riechzellen sehr genau ab (Taf. V, Fig. VI, 2, 3, 6 a, 7 a...). An Isolationspräparaten sieht man nicht selten eine Riechzelle mit dem peripherischen Ende einer Stützzelle zusammenhängen, während der übrige Theil der letzteren von der Riechzelle absteht. Hierbei ist ersichtlich, dass der peripherische Theil der Riechzelle bis zur Hälfte ihres Umfanges von der Stützzelle umfasst wird und dass auch der abstehende Theil der letzteren, entsprechend der gegenüberliegenden Convexität der Riechzelle, concav erscheint (Taf. V, Fig. VI, 5, 6, 7). Ausserdem erhalten wir durch Zerzupfen der Präparate mitunter kleine Theilchen der in ihrer ganzen Dicke zusammenhängenden Epithelschicht, von welcher sich eine Riechzelle mit einer der zugehörigen Stützzellen abgelöst hat; zugleich aber stehen auch die beiden genannten Zellen etwas von einander ab und es ist daher sehr leicht zu constatiren, in wie weit dieselben sich in ihrer Form, ihrer Structur etc. von einander unterscheiden (Taf. V, Fig IX, Fig. X).

Ein grosser Theil der uns beschäftigenden Riechzellen wird, soweit ich bemerken konnte, von je zwei Stützzellen umschlossen; letztere sind nur von einer Seite concav, von der anderen dagegen convex (Taf. V, Fig. VI, 7).

Schliesslich ist hier noch zu merken, dass der Zellkörper der Riechzellen nicht selten ein oder mehrere kleine glänzende, gelblich gefärbte Tröpfchen enthält (Taf. V, Fig. VI, 5 b).

Die centralen Fortsätze der M. Schultze'schen Riechzellen entspringen an dem Theile der Zellsubstanz, welche um den unteren Kernpol gelagert ist und erscheinen als sehr feine varicöse Fäden. An Zupfpräparaten lassen sich die genannten Fortsätze bis dicht an die Basalzellen verfolgen, wo sie sich der weiteren Beobachtung entziehen (Taf. V, Fig. IX b; Fig. X b; Fig. XI b).

Gewöhnlich verjüngt sich der Centralfortsatz hart an seinem inneren Ende und gestaltet sich zu einem kaum sichtbaren, feinsten varicösen Fädchen. Die Länge des Centralfortsatzes hängt jedesmal von der Lage der Riechzelle und von der Mächtigkeit der Epithelschicht selbst ab.

Ihrer Form nach stehen die eben beschriebenen Zellen den Riechzellen der Plagiostomen (Langerhans[1]) und Retzius) sehr nahe.

---

1) L. c.

Mehrmals traf ich Riechzellen, die je zwei in geringer Entfernung von einander liegende Kerne enthielten (Taf. V, Fig. VIII, 4). In jedem dieser Kerne lag ein Kernkörperchen und der Zellkörper selbst wies eine seichte rinnenförmige Vertiefung (Einschnürung) auf, welche den die Kerne trennenden Zwischenraum umfasste und ihn zu einem Isthmus gestaltete. Dieser Befund weist darauf hin, dass die Neubildung der Riechzellen auf dem Wege der Theilung stattfinden kann.

b) Die zweite Form der Riechzellen erscheint in Gestalt mehr oder weniger regelmässiger Cylinder (Stäbchen), der ziemlich grosse, ovale oder runde Kern ist in dem inneren (unteren) Abschnitte der Zelle gelegen. Die äusseren Enden der cylindrischen Riechzellen erreichen die freie Oberfläche der Epithelschicht; das innere Ende der Zelle trägt die ziemlich dicken centralen Ausläufer (Taf. V, Fig. XII, 1, 2, 3 . . . .). Die Zellsubstanz der betreffenden Elemente besteht, ähnlich der M. Schultzeschen Zellen, aus feinsten Fäden, die dem cylindrischen Zellkörper ein längsgestreiftes Ansehen verleihen.

Unter dem Einflusse der Osmiumsäure nimmt die Zellsubstanz eine gelbliche oder mehr dunkle Färbung an, während die Kerne hell bleiben und zuweilen ein sehr deutlich ausgesprochenes weitmaschiges Kernnetz aufweisen. Die Kerne enthalten grösstentheils je zwei Kernkörperchen, welche der Peripherie oder aber den Polen des Kernes näher liegen. Was die Lage des Kerns betrifft, so ist bereits bemerkt, dass derselbe dem Centralende des Riechcylinders näher liegt und zwar ist hierbei um den unteren Kernpol in den uns jetzt beanspruchenden Elementen eine weit grössere Menge von Zellsubstanz angesammelt, als wir dies bei den Riechzellen von M. Schultze finden (Taf. V, Fig. XII, 1, 2, 3, 4 . . . .).

Die Oberfläche der beschriebenen Zellen ist entweder glatt oder es sind an derselben seichte Eindrücke zu bemerken. Das äussere Zellende wird anfangs ein wenig dicker, um gleich darauf in einen kleinen Ansatz auszulaufen; an diesem letzteren bemerkt man Riechhäärchen, deren Centralende in die Substanz der Zelle selbst übergeht (Taf. V, Fig. XII, 1, 2, 3 . . . .). An dem äusseren Ende des Fortsatzes tritt häufig der bereits höher oben beschriebene Eiweisstropfen hervor (Taf. V, Fig. XII, 3 b, 4).

In dem peripherischen Abschnitte einiger Riechcylinder ist nicht selten ein mehr oder weniger scharf umgrenztes, helles, ho-

mogenes Gebilde von rundlicher Form zu bemerken, welches einigermaassen an das in den Sehzellen der Retina beschriebene Ellipsoid erinnert (Fig. XII, 1, 2, 3).

Die eben beschriebenen homogenen Gebilde sind in den Riechzapfen stets zugegen und daher behalte ich mir ihre ausführliche Beschreibung an entsprechendem Orte vor.

Die Länge der Riechcylinder schwankt (von dem unteren Ende des Zellkörpers gerechnet), zwischen 0,05—0,07 mm, die Dicke derselben beträgt 0,01—0,012 mm. Ihr Verhältniss zu den Stützzellen ist dem bereits an den M. Schultze'schen Riechzellen erörterten vollkommen ähnlich.

Das innere Ende der Riechcylinder trägt gewöhnlich einen mehr oder weniger dicken varicösen, centralen Fortsatz, den man an Isolationspräparaten nicht selten in Verbindung mit einer Zelle und zugleich eine ziemliche Strecke weit isolirt sieht (Taf. V, Fig. XI, c; Fig. XII, 1, 2, 4). Soweit ich bemerken konnte, pflegt die Dicke der Centralfortsätze bei den uns jetzt beschäftigenden Riechcylindern häufig eine grössere zu sein, als die der Centralfortsätze bei den übrigen Riechzellen; am Anfange erscheinen die besagten Fortsätze etwas dicker, als während des weiteren Verlaufes. Die eben beschriebene Form der Riechzellen trifft man bei Ganoiden constant, obwohl in geringerer Menge, als dies bei dem Hechte und Frosche der Fall ist.

c) Die Riechzapfen ähneln ihrer äusseren Form nach einem Tönnchen oder einem Zapfen, dessen äussere zwei Drittel mitunter dicker scheinen, als das untere (oder innere) Drittel. Der in diesem letzteren enthaltene Kern zeigt eine ovale, seltener jedoch eine runde Form. Sämmtliche Riechzapfen bilden stets eine einzelne Reihe ziemlich weit von einander abstehender Zellen. Jede dieser letzteren besteht aus dem Zellkörper und einem an dem inneren Zellende entspringenden, centralen Fortsatze (Taf. V, Fig. XIII, b; Fig. XIV, 1, 2b, 3b, 4b . . . . . .; Fig. XV, 1b, 2b . . .).

Was die Structur der Riechzapfen betrifft, so erscheint das äussere Drittel oder selbst die zwei äusseren Drittel des Zellkörpers stets mehr hell und homogen, während der übrige Theil der Zelle (den Kern ausgenommen) nebst dem peripherischen, etwas verjüngten Ende derselben weniger durchsichtig ist und längsgestreift erscheint. Mittelst starker Vergrösserungen (Hartn. Imm. Syst. 11; Zeiss Syst. F, Oc. 4) ist es unschwer zu constatiren, dass der homogene

Theil der Zelle völlig structurlos erscheint, mitunter recht scharfe Grenzen besitzt und sich dann als ein rundes oder ovales, dem Ellipsoide der Sehzellen ähnelndes Gebilde darbietet (Taf. V, Fig. XIV, 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8; Fig. XV, 1, 2....). Die besagten hellen Gebilde nehmen, wie bereits erwähnt, das äussere Drittel oder die zwei äusseren Drittel der Zelle ein, mit Ausnahme des schmalen peripherischen Endes der Zelle; in anderen Fällen indess liegen dieselben in dem mittleren Drittel des Riechzapfens; mitunter reichen sie bis an den Zellkern, dessen oberer Pol in solchen Fällen etwas abgeflacht erscheint (Taf. V, Fig. XIV, 5, 7). Nicht selten sind in dem hellen Theile der Zelle einer oder mehrere kleine, glänzende, gelblich gefärbte Tröpfchen enthalten, welche Fetttropfen ähneln (Taf. V, Fig. XIV, 8).

Das äussere Zellende besteht aus feinsten, stellweise sich verdickenden Fäden, die nach innen — in dem verbreiterten Theile des Riechzapfens — allmählich auseinander treten und eine Strecke weit an der Oberfläche des oben beschriebenen hellen Gebildes hinziehen; darauf aber scheinen einige dieser Fäden plötzlich zu enden, so dass sie sich dem Auge entziehen, die anderen können dagegen bis an das untere Drittel verfolgt werden, wo sie in die Substanz der Zelle übergehen (Fig. XIX, 2b, 8b; Fig. XV, 1b, 2b, 3b).

Die Kerne der Riechzapfen sind von ziemlich beträchtlicher Grösse und meist von ovaler Form; sie nehmen nicht selten fast den ganzen unteren, etwas verschmächtigten Theil der Zelle ein. Der Kern enthält gewöhnlich eines oder mehrere grosse, excentrisch gelegene Kernkörperchen; die Substanz des ersteren besteht aus einem weitmaschigen Kernnetze. Die den Kern umgebende Zellsubstanz besteht aus einem sehr dichten Fadennetze oder aber aus überaus feinen, längsverlaufenden Fäden, von denen ein Theil in die Fäden der peripherischen Schichte der Zelle übergeht.

Von der Grösse und der Lage der oben genannten hellen homogenen Gebilde, d. h. von ihrer grösseren oder geringeren Entfernung von dem Zellkerne hängt selbstverständlich auch die grössere oder geringere Menge der um den Kern angesammelten gestreiften Zellsubstanz ab.

Die Oberfläche der Riechzapfen erscheint völlig glatt und selten nur sieht man an denselben geringe Vertiefungen; das äussere Ende des Riechzapfens verjüngt sich, um darauf in einen kurzen Ansatz auszulaufen; dieser letztere erreicht die freie Oberfläche des

Epithels der Reg. olfactoria und ist hier von jenen feinen Riechhäärchen besetzt, welche, wie bereits oben erwähnt, in die Fäden des äusseren Zellendes übergehen (Taf. V, Fig. XIV, 1, 2 b . . .; Fig. XV, 2 b, 3 b . . . .); mitunter tritt an dem verschmälerten äusseren Zellende der bereits oben beschriebene Eiweisstropfen hervor.

Gewöhnlich erstreckt sich die Länge der Riechzapfen von 0,03 bis 0,047 mm, während die Dicke derselben 0,0075—0,015 mm beträgt. Die um den untern Kernpol angesammelte Zellsubstanz geht in einen feinen varicösen centralen Fortsatz über, dessen unteres Ende sich so stark verjüngt, dass es kaum sichtbar ist (Taf. V, Fig. XIV, 1, 2 b, 4 b, 8; Fig. XV, 2 b, 4). In Folge der peripherischen Lage der Zellen selbst ist die Länge der Centralfortsätze gewöhnlich recht beträchtlich, wie dies auch an Isolationspräparaten ersichtlich, an welchen der centrale Fortsatz fast in seiner ganzen Länge erhalten ist.

Mehrmals traf ich Riechzapfen, deren inneres Ende mit zwei centralen Fortsätzen versehen war. Ganz ähnliche, d. h. gleichfalls je zwei Centralfortsätze tragende Zellen, trifft man bekanntlich auch unter den Sehzellen der Retina bei Ganoiden und Säugethieren (A. Dogiel).

Ein jeder Riechzapfen wird, wie oben bereits bemerkt, meist von je zwei Stützzellen umschlossen; die äusseren Abschnitte dieser letzteren umfassen den Körper des Riechzapfens und bieten sich als feinste Plättchen dar, deren concave Seite ihrer Form nach der Convexität des ersteren entspricht. Die verjüngten inneren Abschnitte des Stützzellenpaares dagegen umfassen gewöhnlich den Centralfortsatz des Riechzapfens (Taf. V, Fig. XIII, a, Fig. XIV, 3 a, 4 a, 5 a, 7 a; Fig. XV, 1 a, 2 a, 3 a). An Zupfpräparaten sieht man sehr häufig, wie ein Riechzapfen zwischen zwei plattenförmigen Stützzellen eingeschlossen liegt; die äusseren verbreiterten Enden dieser letzteren decken die Riechzelle ähnlich den Schaalen einer Muschel und nur das verjüngte mit Flimmerhäärchen besetzte Ende der Riechzelle liegt ausserhalb der beschriebenen Kapsel und ragt ein wenig über der freien Fläche der Epithelschicht vor (Taf. V, Fig. XIV, 3, 4, 7).

Nicht selten fällt bei der Isolation der ganze Riechzapfen aus seiner Kapsel heraus, so dass nur der Centralfortsatz zwischen den inneren zwei Dritteln der Stützzelle stecken bleibt. An solchen

Präparaten sieht man gewöhnlich den den Riechzapfen in sich bergenden Hohlraum sehr deutlich (Taf. V, Fig. XIV, 6).

Manchmal wird beim Zerzupfen eine der den Riechzapfen umfassenden Stützzellen abgerissen, während die andere noch im Zusammenhange mit dem Körper oder mit dem Centralfortsatze des Riechzapfens bleibt (Taf. V, Fig. XIV, 2a; Fig. XV, 1a, 2a, 3a). Ausserdem trifft es sich, dass die inneren Enden der Stützzellen bei der Isolation ein wenig auseinander gedrängt werden, und dass in Folge davon der dazwischengelagerte Centralfortsatz des Zapfens deutlich zu Tage tritt (Taf. V, Fig. XIV, 4, 5). Schliesslich findet man oft Präparate, wo nach völligem Ausfallen der Riechzapfen aus den zugehörigen Stützzellen, diese letzteren sich wie leere Scheiden ausnehmen und hierbei lässt es sich leicht constatiren, dass diese letzteren gleichsam einen vollkommenen Abdruck der herausgefallenen Riechzapfen bilden. Durch diese characteristische Form lassen sich die beschriebenen Gebilde von Stützzellen anderer Art leicht unterscheiden (Taf. V, Fig. VII, 2).

Somit unterscheiden sich die Riechzapfen durch ihre Lage, ihre Form, Structur u. s. w. stets scharf von den anderen beiden Riechzellenformen, die ich Riechstäbchen genannt habe.

Was das Verhalten sämmtlicher Riechzapfen zu den färbenden Substanzen im Allgemeinen anlangt, so ertheilt die Osmiumsäure diesen Elementen eine gelbliche oder dunkele Farbe, das Hämatoxylin färbt, nach vorhergehender Härtung der Zellen in Osmiumsäure, ausschliesslich die Zellkerne; die hellen homogenen Stellen in den Riechstäbchen und -zapfen bleiben ungefärbt. Grenacher'scher Karmin, Cochenille und Pikrokarmin färben die Zellkerne intensiv rosa, während die Substanz der Zelle selbst eine kaum merkliche rosa oder gelblich-rosa Färbung annimmt. Die oben erwähnten hellen Stellen in den Riechzellen werden von dem Karmin schwach rosa gefärbt.

Aus all' dem oben Gesagten ersieht man, dass die characteristische abgeplattete Form der Stützzellen, abgesehen von allen anderen Kennzeichen, uns stets die Möglichkeit bietet, die genannten Elemente von den eben beschriebenen Riechzellen zu unterscheiden.

Ausser den Stütz- und Riechzellen treten als Bestandtheile des Riechepithels noch die zuerst von W. Krause[1]) beschriebenen

1) Allgem. und mikroskop. Anatomie 1876. p. 178.

Basalzellen auf. Bei den Ganoiden haben die Basalzellen eine unregelmässig sternförmige Gestalt und eine ziemlich beträchtliche Grösse und bestehen aus einem von wenig Zellsubstanz umgebenen Kerne von runder oder ovaler Form (Taf. V, Fig. IX, c; Fig. X, c; Fig. XI, d; Fig. XVI, 1 a, 2).

Der Kern erscheint mehr hell und enthält eines oder mehrere grosse Kernkörperchen; die Zellsubstanz besteht ersichtlich aus einem feinmaschigen, von der Osmiumsäure mehr weniger dunkel gefärbten Fadennetze und entsendet eine grosse Zahl von Fortsätzen verschiedener Grösse. Manche von diesen letzteren erscheinen in Gestalt sehr feiner Fäden, andere dagegen haben die Form gebogener Platten; aber sowohl die ersteren als auch die letzteren theilen sich gewöhnlich vielfach und vereinigen sich mit den Fortsätzen der benachbarten Zellen, so dass sich zwischen diesen Fortsätzen verschieden gestaltete und verschieden grosse Lücken bilden (Taf. V, Fig. XVI, 2). Der Zellkörper, d. h. der den Kern enthaltende Theil der Zelle pflegt stets verdickt zu sein und ragt in die Epithelschicht hinein, indem er fast den ganzen Zwischenraum zwischen den Kernen der Stützzellen und der subepithelialen Bindegewebsschicht einnimmt (Taf. V, Fig. IX u. X, c).

Die Endigung des Riechnerven. Der N. olfactorius erreicht bei den Ganoiden den Boden der Riechgrube, dringt hier in die Schleimhaut ein und zerfällt am Rande der faltenlosen, ebenen Fläche strahlenförmig in eine — je nach der Anzahl der primären Falten grössere oder geringere — Menge ziemlich dicker Zweige, von denen je ein einzelner oder je zwei in eine jede der primären Schleimhautfalten an dem inneren Ende derselben eintreten und darauf die Basis der Falten durchsetzen. Während ihres Verlaufes an der Basis der primären Falten präsentiren sich die Nervenzweige meist bogenförmig gekrümmt und werden dabei allmählich dünner. Behandelt man die einzelnen primären Falten oder die Schleimhaut der Riechgrube in toto mit einer $^1/_2$ procentigen Chlorgold- oder mit einer 1 procentigen Osmiumsäurelösung und macht darauf Quer- und Längsschnitte durch die secundären Falten, so gewahrt man leicht, dass die Nervenzweige während ihres Verlaufes längs der Basis der Schleimhautfalten allmählich eine Unzahl feiner, zum oberen Rande der primären Falten aufwärts ziehender Stämmchen senden (Taf. V, Fig. II, h; Fig. XVII, 1 c).

Ein jedes der letztgenannten Nervenstämmchen gibt seiner-

seits je zwei nach entgegengesetzten Richtungen verlaufende dünne Seitenästchen ab, welche gegen den Grund der secundären und tertiären Falten, d. h. zur Basis der Geruchsknospen verlaufen (Fig. XVII, 1 c').

An vergoldeten Präparaten ist es sehr leicht zu constatiren, dass die den einzelnen Geruchsknospen zustrebenden Nervenstämmchen in grösserem oder geringerem Abstande von den ersteren in eine Unzahl feiner Zweige sich auflösen (Taf. V, Fig. XVII, 1 c, 2 c'). Einige der genannten Nervenzweige erreichen die Geruchsknospen, wo sie der Basis dieser letzteren entlang, an der Grenze zwischen der Epithelschicht der Reg. olfactoria und dem unterliegenden Bindegewebe hinziehen; während dieses Verlaufes entsenden sie eine Menge unter verschiedenen Winkeln abgehender und zwischen die zelligen Elemente der Epithelschicht eindringender, sehr feiner Nervenästchen (Taf. V, Fig. XVII, 2 c').

Die anderen der erwähnten Nervenzweige gelangen gleichfalls bis an die Basis der Geruchsknospen, zerfallen hier aber sogleich in mehrere Faserbündel, die ihrerseits, gleich den oben beschriebenen, in die Epithelschicht dringen. Sowohl die letztberührten, als auch die vorher genannten Nervenbündel lassen sich noch eine Strecke weit in der Epithelschicht verfolgen, entziehen sich aber bald darauf der weiteren Beobachtung (Taf. V, Fig. XVII, 2 c').

Das Verhältniss der Nervenstämmchen zu der Basis der Geruchsknospen tritt in den Fällen besonders deutlich hervor, wo die Basis einer solchen Knospe von dem unterliegenden Bindgewebe sich abgelöst hat (Taf. V, Fig. XVII, 2). Beiläufig sei hier bemerkt, dass die Geruchsknospen unter Einwirkung des Chlorgoldes eine intensiv violette Färbung gewinnen, während das Flimmerepithel nur sehr schwach, ja kaum merklich gefärbt wird.

Die intensivere Färbung der Geruchsknospen ist dadurch bedingt, dass die Substanz sämmtlicher die Geruchsknospen constituirenden Riechzellen von dem Golde sehr stark gefärbt wird, während die Substanz der Flimmerepithelzellen fast ganz ungefärbt bleibt.

Zur Erforschung des weiteren Schicksals der in das Geruchsknospenepithel eindringenden Nerven griff ich zu Zupfpräparaten der Schleimhaut der Reg. olfactoria, nachdem dieselbe in Osmiumsäure gehärtet und darauf nach der höher oben bereits beschriebenen Methode macerirt war.

An Zupfpräparaten traf ich nicht selten Stückchen des Riech-

epithels, an welchen man sah, wie ein feines Nervenstämmchen anfangs zwischen den Basalzellen und den Füsschen der Stützzellen verlief, darauf die äussere (obere) Fläche der letzteren erreichte und in bogenförmigen Windungen mitunter eine beträchtliche Strecke weit zwischen den Basalzellen und der Kernschicht der Stützzellen dahinzog (Taf. V, Fig. XVIII, 1 b, 2 c).

Mitunter traf ich Präparate, an welchen ein ziemlich dickes Nervenstämmchen in das Epithel drang. An der äusseren Oberfläche der Basalzellen angelangt, zerfiel dieser Nerv in mehrere feine Zweige, welche eine horizontale Richtung einschlugen und oberhalb der Basalzellen verliefen.

Ferner begegnete ich mehrmals Gruppen von Basalzellen, deren Füsschen (unmittelbar unterhalb der Zellkerne) eine Menge kurzer varicöser Nervenfibrillen anhaftete; letztere verliefen der Oberfläche der Epithelschicht parallel (Taf. V, Fig. XVIII, 3 b).

Diese und ähnliche Präparate weisen darauf hin, dass einige von diesen Nervenfasern bereits oberhalb der Basalzellen in einzelne primäre Fibrillen zerfallen, welch' letztere der Basis der Geruchsknospen parallel, zwischen den Basalzellen und den Kernen der Stützzellen verlaufen.

Was das Verhältniss des Centralfortsatzes der Riechzellen zu den Nervenstämmchen betrifft, so gelang es mir an Isolationspräparaten stets die genannten Fortsätze bis dicht an die Basalzellen (bis an deren äussere Oberfläche) zu verfolgen. In einiger Entfernung von diesen letzteren verjüngen sich die Centralfortsätze gewöhnlich bedeutend und entziehen sich darauf, im Niveau der Basalzellen, der weiteren Beobachtung.

Den directen Zusammenhang des Centralfortsatzes der Riechzellen mit den Verzweigungen des N. olfactorius gelang es mir bei den Ganoiden nicht zu sehen.

Die Schwierigkeit, des erwähnten Zusammenhanges ansichtig zu werden, liegt im gegebenen Falle höchst wahrscheinlich darin, dass die Nervenstämmchen mit den Basalzellen und den Kernen der Stützzellen dicht zusammen gefügt liegen und die feinen Centralfortsätze der Riechzellen in Folge davon äusserst leicht von den Nervenstämmchen abreissen.

Indem ich hiermit die Beschreibung des Riechorganes bei den Ganoiden schliesse, muss ich noch hinzufügen, dass in den

dickeren Nervenstämmchen des Olfactorius marklose Nervenfasern enthalten sind, ausserdem aber oft auch Bündel markhaltiger Nervenfasern vorkommen.

Somit ersieht man aus dem oben Dargelegten, dass die Zweige des N. olfactorius gegen die Basis der Geruchsknospen aufsteigen und, ohne ein subepitheliales Geflecht zu bilden, in die Schicht des Riechepithels dringen. Diese Nervenzweige gelangen an das Niveau der Basalzellen (an deren äussere Oberfläche) und darauf zerfallen die einen sogleich in Nervenfibrillen, welche unmittelbar unter der Kernschicht der Stützzellen (zwischen der genannten Schicht und den Basalzellen selbst) verlaufen, während die anderen nicht in Fibrillen zerfallen, sondern bogenförmig umbiegen, um ebenfalls zwischen den Kernen der Stützzellen und den Basalzellen zu verlaufen. Höchst wahrscheinlich, dass sowohl die Nervenzweige, als auch die einzelnen Nervenfibrillen während ihres Verlaufes in der Epithelschicht mit den Centralfortsätzen der Riechzellen in Zusammenhang treten.

Schon der Umstand allein, dass die Nervenfasern in die Riechepithelschicht eindringen und daselbst weit höher (mehr nach aussen) liegen, als die trompetenförmigen Auschwellungen der Stützzellenfüsse, spricht, meiner Meinung nach, dafür, dass zwischen letzteren und den Nerven kein Zusammenhang bestehen kann.

Knochenfische.

Zum Studium der Structur des Riechepithels bei Knochenfischen wählte ich den Hecht (Esox lucius), dessen Geruchsorgan zuerst von M. Schultze[1]) genau untersucht worden ist. Den Beobachtungen dieses Forschers zufolge ist das Riechepithel zwischen den Schleimhautfalten der Riechgrube (an der Basis der Falten) in besonderen, schlitzförmigen Vertiefungen gelegen und besteht aus zelligen Elementen von zweierlei Art: die einen erscheinen in Form langer, heller, feinkörniger, wimperloser Zellen mit einem fast überall gleich grossen Dickendurchmesser; nur an ihrem unteren (dem Bindegewebe anliegenden) Ende werden die Zellen schmäler und endigen entweder unmittelbar, oder indem sie sich in feine Zweige verästeln, an oder in dem unterliegenden Binde-

1) L. c. pg. 14—22.

gewebe. Die ovalen Kerne liegen grösstentheils in der Nähe des unteren Zellendes. Die zweite Art von Zellen ist zwischen den erstbeschriebenen gelegen und besteht aus einem spindelförmigen, mit einem peripherischen und einem feinen centralen Fortsatze versehenen Zellkörper; in dem breiteren mittleren Theile der Zelle liegt der Kern. Der peripherische Fortsatz soll, nach M. Schultze, wenigstens um die Hälfte dünner sein als die neben anliegenden peripherischen Fortsätze der Epithelzellen und dabei ist er fast seiner ganzen Länge nach von gleichem Durchmesser. Die Länge der betreffenden Fortsätze ist durch die Lage des Zellköpers bedingt, und zwar kann letzterer entweder der freien Oberfläche des Epithels nahe liegen oder im Gegentheil fast an die unterliegende Bindegewebeschicht stossen.

Der Centralfortsatz der Riechzellen ist sehr fein; er theilt sich nie, sondern ist überall gleich dick, mit Ausnahme seines Ansatzes, welcher ein wenig verdickt erscheint; stellenweise bemerkt man an dem Fortsatze varicöse Verdickungen.

Das freie Ende des peripherischen Ausläufers trägt einen über der freien Oberfläche des Epithels vorragenden Stift; dieser letztere ist, nach M. Schultze's Ansicht, als ein unter Einfluss der Chromsäure entstandenes Kunstproduct zu betrachten.

Exner[1]) untersuchte gleichfalls das Riechepithel des Hechtes, doch konnte er keine scharfe Grenze zwischen den Epithel- und den Stützzellen constatiren. Ferner fand er nicht selten Riechzellen, deren peripherische Fortsätze von gleicher Dicke waren, wie die Fortsätze der umstehenden Epithelzellen; die Centralfortsätze zeichneten sich durch ihre Feinheit aus und einer von ihnen theilte sich sogar in drei feine Fäden (p. 12. Taf. I, Fig. 2).

Meine Untersuchungen über das Riechorgan des Hechtes führten mich zu Resultaten, die mit den Befunden von M. Schultze und Exner nicht völlig übereinstimmen. Das Riechepithel ist bei dem Hechte, gemäss den Beobachtungen von M. Schultze, in besonderen, zwischen den Schleimhautfalten befindlichen, schlitzförmigen Vertiefungen gelegen und erscheint in Form von eigenthümlichen Bildungen, denen Blaue[2]) den Namen „Geruchsknospen"

---

1) Weitere Studien über d. Structur d. Riechschleimhaut etc. Sitzungsberichte der K. Akademie d. Wiss. Bd. LXV. H. I—V. Wien 1872. pg. 12.

2) L. c.

gab (Taf. VI, Fig. I, b.) Der übrige, von den eben erwähnten Gebilden nicht besetzte Theil der Schleimhautfalten ist von einem einschichtigen Flimmerepithel bedeckt (Taf. VI, Fig. I, a), dessen Zellen eine cylindrische oder kegelförmige Gestalt besitzen. Unter den Epithelzellen trifft man eine grosse Zahl von Becherzellen verschiedener Form und ausserdem eine Menge Wanderzellen, ähnlich wie wir es bei den Knorpelfischen fanden. Die letzt genannten Elemente trifft man in verschiedener Höhe der Epithelschicht: so sieht man die einen von ihnen fast an der freien Oberfläche der genannten Schicht liegen, die anderen dagegen liegen nur zum Theil in der Epithelschicht, zum Theil aber befinden sie sich ausserhalb derselben, und schliesslich sieht man auch solche, die innerhalb der Epithelzellen selbst liegen. Wo ein Leucocyt zwischen Epithelzellen liegt, entstehen gewöhnlich an den Seitenflächen der denselben umschliessenden Epithelzellen Ausbuchtungen, welche der convexen Oberfläche des ersteren genau entsprechen. Hierdurch wird die Regelmässigkeit in der Anordnung der Zellenreihe der Epithelschicht einigermaassen beeinträchtigt.

Somit können bei Knochen- wie bei Knorpelfischen die Leucocyten aus dem unterliegenden Bindegewebe an die freie Oberfläche der Epithelschicht auswandern, wo sie wahrscheinlich dem stets in der Riechgrube vorhandenen Schleimsecrete sich beimischen.

Was die Geruchsknospen anlangt, so bestehen dieselben, ähnlich wie bei Stören, aus zweierlei Art von zelligen Elementen, die sich scharf von einander unterscheiden, nämlich aus Stützzellen (Epithel-) und Riechzellen (Nervenzellen).

Die Stützzellen bieten die Form langer Cylinder, welche gegen ihr unteres Ende sich beträchtlich verjüngen, um schliesslich in ein kurzes Füsschen überzugehen; letzteres endet mit einer trompetenförmigen Anschwellung (Taf. VI, Fig. II, 1, 2, 3a, 4a). An dem inneren (unteren) Zellende, unmittelbar an dem Uebergange der Zelle in den Fuss, liegt gewöhnlich ein ovaler, etwas abgeplatteter, mit einem oder mehreren Kernkörperchen versehener Kern. Die Länge der Stützzellen ist sehr beträchtlich und wird durch die Dicke der Epithelschicht bedingt; was den Dickendurchmesser der genannten Zellen anlangt, so sind sie in dieser Hinsicht manchen Riechzellen (Riechstäbchen und Riechzapfen, s. unten) gleich oder stehen letzteren sogar nach.

An Isolationspräparaten der mit Osmiumsäure behandelten Schleimhaut ist es leicht ersichtlich, dass der ganze peripherische Theil der Zelle, von dem Kerne angefangen oder noch etwas höher, aus einem weitmaschigen Netze glänzender Fäden besteht, dessen Zwischenräume von einer völlig klaren, glashellen Zwischensubstanz ausgefüllt sind. Die das Netz bildenden Fäden haben eine merkliche Dicke und nehmen unter Einfluss der Osmiumsäure eine dunkle Färbung an (Taf. VI, Fig. II, 1, 2, 3 a). Die Substanz der Stützzellen ist von einer feinen Membran umschlossen, welch letztere wegen ihres Glanzes sich von dem Fadennetze fast gar nicht unterscheiden lässt und nach innen unmerklich in den abgeplatteten homogenen Theil der Zelle (den Fuss) übergeht.

Die peripherischen Abschnitte der Stützzellen sind nicht abgerundet, sondern gewöhnlich etwas abgeplattet und bieten an ihrer Oberfläche eine ganze Reihe seichter Vertiefungen (resp. Zähnelungen); letztere entstehen dadurch, dass die peripherischen Fortsätze einiger Riechzellen einen schlangenförmig gewundenen Verlauf haben und ihre Form sich den eng anliegenden Stützzellen einprägt. Der den Kern enthaltende Theil der Zelle erscheint membranös abgeplattet, völlig homogen und wird von der Osmiumsäure gelblich gefärbt. Schliesslich geht derselbe in einen glänzenden feinen Fuss über, der seinerseits in eine, gleichfalls homogene, glänzende trompetenförmige Anschwellung ausläuft (Taf. VI, Fig. II. 1, 2, 3 a . . . . .; Fig. III, a); die Sohle der letzteren liegt dem unterliegenden Bindgewebe unmittelbar an. Der Fussrand ist nicht selten mit kurzen, platten Ausläufern besetzt, welche mit denen der Nachbarzellen sich vereinigen. Mitunter zerfällt das Centralende der Stützzellen in mehrere Füsschen, von denen jedes mit einer trompetenförmigen Erweiterung abschliesst (Taf. VI, Fig. II, 1).

Letzterenfalls erinnern die mit Anschwellungen versehenen Füsschen einigermaassen an die varicösen Centralfortsätze der Riechzellen. Die Ränder der trompetenförmigen Erweiterungen stossen mehr oder weniger eng an einander, was ihnen in der Profilansicht grosse Aehnlichkeit mit den Centralenden der Müller'schen Stützfasern der Retina verleiht (Taf. VI, Fig. III, a). Die äusseren freien Enden der Stützzellen sind meist verschmälert. Man bemerkt an denselben weder Cilien — wie dies bereits M. Schultze constatirte — noch irgend ein Gebilde, welches an die M. l. olfactoria von Brunn erinnerte; dagegen ist es oft ersichtlich, wie an

dem freien Zellende ein kleines, körniges und helles Klümpchen vorragt.

Der ganze innere plattenförmige Abschnitt der Stützzelle, den wir bereits früher als den kerntragenden Zelltheil kennen gelernt, ist durch eine ganze Reihe von Vertiefungen (Abdrücken) ausgezeichnet (Taf. VI, Fig. II, 1, 2); diese letzteren entsprechen den convexen Seitenflächen der anliegenden Riechzellenkörper. Die Kerne der Stützzellen liegen gewöhnlich sämmtlich in einer Reihe und bilden die innerste Kernschicht der Schleimhaut der Reg. olfactoria.

In Betracht dessen, dass die beschriebenen Zellen von einer Membran umgeben sind und die Substanz der Zellen selbst aus einem breitmaschigen Netze und einer völlig glashellen Zwischensubstanz besteht, mithin diese Zellen die die Schleimzellen überhaupt charakterisirenden Eigenschaften besitzen, sind sie zweifellos als solche Elemente zu betrachten, die in den äusseren zwei Dritteln die Schleimmetamorphose erlitten haben. Diese Ansicht gewinnt noch dadurch neuen Halt, dass bei den Amphibien (Frosch), wie wir weiter unten sehen werden, sämmtliche Stützzellen den Charakter der Schleimzellen tragen. Das helle körnige Klümpchen, das wir an dem freien Zellende hervorquellen sahen, ist nichts anderes, als ein an die Oberfläche der Epithelschicht ausgetretener Schleimtropfen. Die eben aufgezählten Eigenschaften, sowie die Structur der Stützzellen lässt dieselben sehr leicht von den zwischenliegenden Riechzellen unterscheiden.

Die Riechzellen differiren in ihrer Structur und in ihrem Verhältnisse zum Riechnerven scharf von den eben beschriebenen Stützzellen. An Isolationspräparaten der mit Osmiumsäure behandelten Schleimhaut der Reg. olfactoria ist es leicht ersichtlich, dass unter den Riechzellen des Hechtes, ähnlich wie bei den Ganoiden, drei von einander durchaus verschiedene Zellformen bestehen: die einen entsprechen ihrer Form und Structur nach vollkommen den Riechzellen von M. Schultze, die anderen bieten die Gestalt ziemlich regelmässiger Cylinder oder Stäbchen (Riechstäbchen), die dritten endlich erscheinen in Form von Zapfen oder Kegeln (Riechzapfen).

Der Unterschied zwischen den soeben aufgeführten drei Formen der Riechzellen tritt bei dem Hechte viel schärfer hervor, als bei Knorpelfischen.

a) Die Riechzellen von M. Schultze bestehen aus einem

spindel- oder birnförmigen Körper und beherbergen in ihrem unteren Theile einen kleinen, hellen, runden, seltener ovalen Kern mit einem oder mehreren Kernkörperchen (Taf. VI, Fig. II, 3 b, 4 b; Fig. IV, 1, 2, 3). Der peripherische Theil des Zellkörpers geht allmählich in einen sehr langen, homogenen peripherischen Fortsatz über, welch letzterer zwischen den Stützzellen verläuft und bis dicht an die Oberfläche der Epithelschicht reicht. Der Verlauf der peripherischen Fortsätze ist nicht immer ein geradliniger, sondern recht oft beschreiben sie während ihres Verlaufes schlangenförmige Windungen. Die diesen letzteren entsprechenden Vertiefungen an den neben liegenden Stützzellen sind bereits höher oben Gegenstand unserer Betrachtung gewesen.

Die Länge der peripherischen Fortsätze hängt von der Lage des Zellkörpers ab, wie dies bereits M. Schultze richtig bemerkte, denn die der freien Oberfläche der Epithelschicht nächstliegenden Zellen besitzen die kürzesten Fortsätze und umgekehrt. Was die Dicke der betreffenden peripherischen Fortsätze anlangt, so steht dieselbe der der Stützzellen in der grössten Mehrzahl der Fälle fast gar nicht nach, obschon M. Schultze das Gegentheil behauptet (Taf. VI, Fig. II, 3, 4); diese Aehnlichkeit wird wohl auch Exner zur Verwechselung der uns jetzt beschäftigenden Elemente mit den Stützzellen verleitet haben.

Und in der That sieht man an Isolationspräparaten nicht selten, dass eine Stütz- und eine Riechzelle neben einander in geringer Entfernung von einander liegen, so dass nur die äusseren Enden der beiden genannten Elemente mit einander vereinigt sind. Letztere sind einander so ähnlich, dass nur eine genaue Untersuchung der feineren Structur der Stützzellen (hierbei ist die abgeplattete Form des inneren Zelltheiles derselben, das weitmaschige Netz und die glashelle Zwischensubstanz besonders zu berücksichtigen) uns vor einer Verwechselung schützen kann (Taf. VI, Fig. II, 3, 4). Ja, sogar der feine, glänzende, mit der trompetenförmigen Anschwellung endende Fuss der Stützzellen kann leicht für den varicösen Centralfortsatz der Riechzellen gehalten werden (Taf. VI, Fig. II, 3 a).

Bei einer mehr eingehenden Untersuchung ermöglicht es indess der schleimzellige Charakter der Stützzellen stets, dieselben ohne besondere Schwierigkeit von den Riechzellen zu unterscheiden.

Die peripherischen Fortsätze der M. Schultze'schen Riechzellen verändern sich unter Einfluss lange dauernder Maceration

der Schleimhaut leicht und erscheinen dann stellenweise mehr weniger verdickt (Taf. VI, Fig. IV, 3). Das äussere Ende der peripherischen Fortsätze erscheint etwas abgerundet und entbehrt gewöhnlich der Riechhäärchen; statt dieser findet man indess ausnahmslos einen kleinen dünnen Stift (Ausläufer), den M. Schultze[1]) für ein durch Einwirkung der Reagentien erzeugtes Kunstprodukt erklärte (Fig. II, 6b). Ich fand indess den genannten Stift auch an sehr gut erhaltenen Präparaten und zwar bei Behandlung der Schleimhaut mit Osmiumsäure oder mit einer 1% ClNa-lösung und halte ihn daher für ein constant bestehendes Gebilde, welches die bei Ganoiden, Amphibien und anderen Thieren gefundenen Riechhäärchen ersetzt.

Das in die Länge gezogene Centralende des Riechzellenkörpers geht in einen feinen, glänzenden, varicösen Fortsatz über, dessen Länge von der Lage der Zelle selbst und von der Dicke der Epithelschicht in ähnlicher Abhängigkeit steht, wie Länge des peripherischen Fortsatzes. An seinem Ursprunge ist der Centralfortsatz gewöhnlich etwas dicker und verjüngt sich darauf allmählich, so dass sein inneres Ende in Gestalt eines überaus feinen varicösen Fadens erscheint (Taf. VI, Fig. II, 3 b, 4 b . . . .; Fig. IV, 1). Mit der Verschmächtigung des Fortsatzes geht eine gleichfalls allmähliche Grössenabnahme der varicösen Knötchen (Verdickungen) parallel (Taf. VI, Fig. IV, 1).

Die beschriebenen Riechzellen behalten, unabhängig von ihrer Lage, stets ihre ursprüngliche Form bei, und nur die Länge ihrer Fortsätze ist eine verschiedene. Die längsten peripherischen Fortsätze gehören den Zellen, deren Zellkörper in einem Niveau oder unmittelbar oberhalb der Stützzellenkerne gelagert sind; Riechzellen und Stützzellen liegen hier so eng an einander, dass die ersteren auf den Flächen der plattenförmigen Abschnitte der Stützzellen eine Reihe von Impressionen hervorrufen.

b) Die Riechstäbchen unterscheiden sich von den eben beschriebenen Zellen dadurch, dass ihr peripherischer Abschnitt, von dem unteren Kernpole an bis dicht an den oberen freien Rand überall die gleiche Dicke bewahrt, so dass zwischen dem Zellkörper und dessen peripherischem Fortsatze fast kein Unterschied bemerkbar ist (Taf. VI, Fig. V, 1, 2, 3, 4, 5).

---

1) L. c.

Die Form der Riechstäbchen ist stets eine ziemlich regelmässig-cylindrische; hart an dem inneren Ende des Cylinders liegt der ziemlich grosse, ovale, mehrere Kernkörperchen enthaltende Kern, während die Zellsubstanz des Cylinders homogen, oder aber kaum merklich gestreift erscheint (Taf. VI, Fig. V, 1, 2 . . . .). Unter dem Einflusse schwacher Osmiumsäurelösungen, lange dauernder Maceration etc. wird der peripherische Abschnitt der beschriebenen Zellen weniger verändert, als dies bei den peripherischen Fortsätzen der M. Schultze'schen Riechzellen Statt hat.

Die Länge der Zellen, vom Ursprunge der Centralfortsätze an gerechnet, schwankt zwischen 0,037—0,035 mm, während die Dicke des Zellkörpers im Niveau des Kernes bei allen von mir ausgeführten Messungen 0,005—0,007 mm gleich war. Somit erweist sich, dass die Dicke der uns beschäftigenden Zellen von deren Lage keineswegs abhängt, sondern eine mehr oder weniger constante Grösse ausmacht. Die um den unteren Kernpol angesammelte Zellsubstanz sendet einen glänzenden centralen Fortsatz, dessen Dicke in der Mehrzahl der Fälle viel beträchtlicher ist als die der oben beschriebenen Riechzellen (Taf. VI, Fig. V, 1, 2, 3, 5), selten trifft man Zellen mit feinen varicösen Fortsätzen (Fig. V, 4). An den dicken Centralfortsätzen bemerkt man häufig varicöse Anschwellungen von ziemlich beträchtlicher Grösse. Die Länge der Centralfortsätze hängt gewöhnlich von der Länge des cylindrischen Zelltheiles, d. h. des Zellkörpers ab.

Ich konnte keine Uebergangsformen von den cylindrischen Riechstäbchen zu den M. Schultze'schen Zellen finden; im Gegentheil, die beiden genannten Formen unterschieden sich stets ziemlich scharf von einander. An Isolationspräparaten ist es ebenfalls nicht schwer, sich zu überzeugen, dass die Lage der Zellen, d. h. die grössere oder geringere Entfernung des Zellkörpers von der Oberfläche der Epithelschicht, auf die Form der Zellen keinen Einfluss hat. So treffen wir nicht selten an Isolationspräparaten aus der Epithelschicht sowohl die M. Schultze'schen Riechzellen als auch die Riechstäbchen; der peripherische Abschnitt des Zellkörpers ist bei beiden genannten Elementen von gleicher Länge, nichtsdestoweniger aber ist die Form der genannten Elemente selbst eine verschiedene.

c) Die Riechzapfen stimmen in ihrer Form, ihrer Lage etc. mit den bereits von mir beschriebenen analogen Elementen der

Ganoiden vollkommen überein und bieten so viel Charakteristisches dass es wohl unmöglich ist sie mit den beiden vorhergehenden Zellformen zu verwechseln. Sie besitzen insgesammt, wie dies schon ihr Name besagt, die Form von Zapfen oder Tönnchen, deren oberes und unteres Ende der Länge nach etwas ausgezogen erscheint (Taf. VI, Fig. VI, 1c, 2b, 3b . . .; Fig. VII, 1, 2 . . .).

Die Zellsubstanz der Riechzapfen besteht entweder aus einem sehr feinmaschigen Netze (letzteres erscheint bei schwachen Vergrösserungen als eine feinkörnige Masse) oder aber aus feinsten längsverlaufenden Fäden, welche der Zelle ein streifiges Ansehen verleihen. Oft ist die Streifung besonders deutlich an dem äusseren Zellende ausgesprochen (Taf. VI, Fig. VII, 1, 2), doch ist sie hier nie so scharf ausgedrückt wie wir es an den Riechzapfen der Ganoiden sahen.

In der Zellsubstanz, und zwar meist in dem mittleren, verdickten Zelltheile findet man den kleinen, runden, hellen, mehrere Kernkörperchen tragenden Kern. Mitunter erscheinen die Zellen seitlich etwas abgeplattet, was sich am wahrscheinlichsten durch die Druckwirkung seitens der umgebenden Elemente oder aber durch Einfluss der Reagentien erklären lässt.

An dem äusseren, etwas verjüngten Zellende entspringt ein feiner, kurzer, stäbchenförmiger Fortsatz (Stift), wie dies auch an anderen Riechzellen beobachtet wird (Fig. VII, 3). Diese Stifte fallen bei der Isolation leicht ab und dann erscheinen die Zellen an ihrem Ende leicht abgerundet.

Die Länge der Riechzapfen schwankt zwischen 0,027—0,037 mm und die Dicke zwischen 0,0075—0,0125 mm; zu merken ist noch, dass das äussere Ende dieser Zellen die freie Oberfläche der Epithelschicht erreicht, während der Stift über der genannten Oberfläche hervorragt.

Das innere, etwas schmäler zulaufende Ende der Zellen sendet stets einen sehr feinen, glänzenden, stellenweise varicös verdickten centralen Fortsatz (Taf. VI, Fig. VI, 4 b, 5 b; Fig. VII, 1, 2 . . .). Die Länge des genannten Fortsatzes hängt stets von der Dicke der Epithelschicht und von der Länge der Riechzellen selbst ab, die stets eine einzelne, in der äusseren Schicht des Riechepithels liegende Reihe bilden (Taf. VI, Fig. VI, 1 c, 2 b . . .). Gewöhnlich befinden sie sich in einiger Entfernung von einander und werden durch die äusseren Abschnitte der Stützzellen und durch die peripherischen

Fortsätze der übrigen Riechzellen von einander geschieden (Taf. VI, Fig. VI, 2 b). Der den Riechzapfen unmittelbar anliegende periphererische Theil der Stützzellen erscheint meist abgeplattet-concav Taf. VI, Fig. VI, 4). Was die Zahl der Riechzapfen anlangt, so muss dieselbe wohl sehr bedeutend sein, da ein jedes Isolationspräparat eine Menge derselben aufweist.

Nicht selten bekommt man an Isolationspräparaten zusammenhängende Stückchen des Riechepithels, an welchen sowohl die Riechzellen von M. Schultze, als die Riechzapfen, ausserdem aber auch deren gegenseitiges Verhältniss zu einander sehr gut ersichtlich ist (Taf. VI, Fig. VI, 1 a, b, c). Unter dem Einflusse der Osmiumsäure wird die Substanz sämmtlicher Riechzellen dunkel, fast schwarz gefärbt, was den Unterschied zwischen den genannten Elementen und den Stützzellen noch mehr hervorhebt.

Abgesehen von den soeben angeführten Stützzellen und Riechzellen müssen als ein Bestandtheil der R. olfactoria noch die Basalzellen erwähnt werden. Soweit ich bemerken konnte, bilden die letzteren bei dem Hechte eine doppelte Reihe über einander liegender Zellen, welche die zwischen den trompetenförmigen Anschwellungen und den Stützzellenkernen übrig bleibenden Lücken ausfüllen (Taf. VI, Fig. VIII, a). Die Basalzellen erscheinen als sehr kleine sternförmige Gebilde und bestehen aus einem runden, hellen, mit Kernkörperchen versehenen Kerne von geringer Grösse und der den letzteren in geringer Menge umschliessenden, mehr dunkelen Zellsubstanz. Diese letztere sendet eine Menge feinster, vielverzweigter Fortsätze, welche mit denen der Nachbarzellen verflochten sind; so treffen wir an Isolationspräparaten nicht selten ganze Gruppen der genannten Zellen, die unter einander vermittelst ihrer Fortsätze zusammenhängen.

Die Endigung des Riechnerven. M. Schultze[1]) machte auf Grund seiner an dem Hechte angestellten Untersuchungen die ersten Angaben über das Verhältniss des Riechnerven zum Riechepithel. Nach der Angabe dieses Beobachters kann man die Zweige des Riechnerven bis hart an die bindegewebige Grundlage der secundären Geruchsgruben verfolgen; von hier aus dringen sie direkt in die Epithelschicht ein und zerfallen sogleich in feine Nervenfibrillen; letztere entziehen sich indess in den Epithel-

1) L. c.

büscheln jeder weiteren Beobachtung. Auf Grund seiner Untersuchungen construirte M. Schultze sein bekanntes Schema der Endigung des Riechnerven beim Hechte (vgl. Taf. II. Fig. 4).

Exner[1]) gelang es nicht, den Riechnerven beim Hechte weiter als bis zum Grunde der secundären Geruchsgruben zu verfolgen („Man sieht beim Hecht leicht die Nerven gegen den Grund der secundären Geruchsgruben, in welchen sich das charakteristische Riechepithel findet, aufsteigen, doch verliert man hier ihre Spur").

Ranvier[2]) fand bei seinen Untersuchungen über das Geruchsorgan des Hechtes, dass einige der Nervenbündel in das Riechepithel drangen und hierselbst, vor ihrer Endigung, einen mehr oder weniger complicirten Verlauf nahmen. Auf Grund dieses Befundes hält er das M. Schultze'sche Schema nicht für vollkommen richtig.

Was meine eigenen Untersuchungen anlangt, so glaube ich etwas glücklicher gewesen zu sein, als die oben genannten Beobachter, da es mir nicht nur gelang, den Verlauf der Nervenfasern in den Geruchsknospen genauer zu verfolgen, sondern in vielen Fällen auch den direkten Zusammenhang zwischen den Riechzellen und den Fasern des N. olfactorius zu sehen. Zu letztgenanntem Zwecke scheint mir das Riechorgan des Hechtes eines der geeignetsten Untersuchungsobjecte zu sein.

Härtet man die Schleimhaut der R. olfactoria in Osmiumsäure oder in einer $^1/_2$procentigen Chlorgoldlösung und fertigt dann Querschnitte derselben an, so ist es unschwer zu bemerken, dass die Nervenbündel des Olfactorius bei ihrem Eintritte in die Schleimhaut nach allen Seiten fächerförmig sich verbreiten und zu den schlitzförmigen Vertiefungen ziehen (Taf. VI, Fig. 1, c), während dieses Verlaufes senden sie eine Menge von Nervenstämmchen, die theils gegen die genannten Vertiefungen aufsteigen, theils aber mit einander und mit den benachbarten Nervenstämmchen anastomosiren.

Je eines oder je zwei dieser Nervenstämmchen nähern sich einer Geruchsknospe und zerfallen darauf in mehrere feinere Zweige; letztere verlaufen unmittelbar unterhalb der Basis der Geruchsknospe, indem sie das subepitheliale Bindegewebe fast an dessen

1) L. c.

2) Technisches Lehrb. der Histologie. Lief. VI. pg. 1119—1120, 1883. (Russ.)

äusserer Grenzfläche durchsetzen (Taf. VI, Fig. I, c; Fig. IX, b). Während ihres Verlaufes längs der Basis der Geruchsknospen geben diese Nerven allmählich eine Menge fast unter rechtem Winkel abgehender, noch feinerer Aestchen ab, welch letztere zwischen den trompetenförmigen Erweiterungen und den Stützzellenfüsschen in die Epithelschicht dringen (Taf. VI, Fig. IX, b); mehr lässt sich an Querschnitten gewöhnlich nicht wahrnehmen.

Manchmal steht an den Querschnitten die Epithelschicht ein wenig von dem unterliegenden Bindegewebe ab und dann ist gewöhnlich sehr deutlich zu sehen, dass eine ganze Reihe feiner Nervenstämmchen die Grenze des unterliegenden Bindegewebes durchsetzt und gegen das Epithel aufsteigt (Taf. VI, Fig. IX); doch ist das weitere Schicksal der genannten Nerven in dem Riechepithel selbst nicht mit genügender Klarheit zu ersehen. Der weitere Verlauf der Nervenstämmchen in dem Epithel der Geruchsknospen lässt sich nur an Isolationspräparaten verfolgen, die nach vorhergehender Behandlung der Schleimhaut mit Osmiumsäuse und Maceration derselben in der früher angegebenen Weise erhalten sind.

Untersucht man Zupfpräparate der Schleimhaut der R. olfactoria in einem Tropfen der Macerationsflüssigkeit selbst, so bekommt man sehr leicht kleine Stückchen der Epithelschicht, an welchen vollkommen deutlich zu ersehen, wie ein feines Nervenstämmchen in das Epithel dringt und, ohne sich zu theilen, fast bis an die äussere Reihe der Basalzellen gelangt; hier biegt es bogenförmig um und zieht eine grosse Strecke weit unmittelbar unter den Kernen der Stützzellen hin (wobei es zwischen den letztgenannten Gebilden und den Basalzellen liegt) (Taf. VI, Fig. X, d). Mitunter gelang es mir ein solches Nervenstämmchen zum Theil vollkommen isolirt zu erhalten, während der andere Theil desselben noch zwischen den Kernen und den Füsschen der Stützzellen steckte (Taf. VI, Fig. XI).

Der Umstand, dass die intraepithelialen Nervenstämmchen in ziemlich grosser Entfernung (die der Länge der Stützzellenfüsse gleich ist) von den verbreiterten Centralenden der Stützzellen liegen, scheint mir ein weiterer Beweis dafür zu sein, dass zwischen den letzteren und den Nerven kein Zusammenhang besteht. Die intraepithelialen Nervenstämmchen senden während ihres Verlaufes feinste Primitivnervenfasern, welch letztere sich direkt mit den Centralfortsätzen der Riechzellen vereinigen, d. h. mit anderen

Worten, die Centralfortsätze der Riechzellen gehen, indem sie sich verjüngen und bogenförmig biegen, in die intraepithelialen Nervenstämmchen über.

Ueber das besagte Verhältniss zwischen den Riechzellen und den Zweigen des N. olfactorius geben Zupfpräparaie ein klares Bild. An solchen Präparaten trifft man oft ein isolirtes kleines intraepitheliales Nervenstämmchen in Verbindung mit einer oder mehreren Riechzellen (Taf. VI, Fig. XII, a; Fig. XIII, a; Fig. XIV, a); es ist hier ganz evident, dass der Centralfortsatz der Riechzelle direkt in eine der feinsten, dem genannten Nervenstämmchen zugehörigen Primitivfibrillen übergeht (Taf. VI, Fig. XII, XIII, XIV).

Es ist dermaassen leicht, beim Hecht den Zerfall der intraepithelialen Nervenstämmchen in Primitivfibrillen und die Vereinigung dieser letzteren mit den Riechzellen zu constatiren, dass es mir fast an jedem Präparate gelang, mich von dem beschriebenen Verhalten der Nervenendigungen zu überzeugen.

Somit führten mich meine an dem Hechte angestellten Untersuchungen über die Art und Weise der Nervenendigung des Olfactorius zu Resultaten, die mit den Voraussetzungen von M. Schultze nicht vollkommen übereinstimmen, und zwar möchte ich meine eigenen Befunde folgendermaassen zusammenfassen: die Zweige des N. olfactorius gelangen in geradem oder schrägem Verlaufe bis an die Basis der Geruchsknospen, zerfallen hier in mehrere feinere Zweige und ziehen darauf fast unmittelbar unter den kegelförmigen Anschwellungen der Stützzellenfüsse hin. Während dieses Verlaufes senden die Nervenstämmchen feine (intraepitheliale) Aestchen; letztere steigen sogleich gegen das Riechepithel auf, treten zwischen den Stützzellenfüssen hindurch und setzen dann, nach einer bogenförmigen Biegung, ihren Weg zwischen den Stützzellenkernen und den Basalzellen fort. Während dieses Verlaufes zerfallen die intraepithelialen Nervenstämmchen allmählich in Primitivfibrillen, welch letztere direkt in die verjüngten inneren Enden der den Riechzellen zugehörigen Centralfortsätze übergehen.

Amphibien.

Das Geruchsorgan der Amphibien ist am genauesten bei dem Frosche untersucht worden und hielt ich es daher für geeignet, meine eigenen Untersuchungen über das Riechepithel gleichfalls bei dem genannten Thiere (Rana temporaria) anzufangen.

Nach den Beobachtungen von M. Schultze[1]) treten bei dem Frosche, ähnlich wie auch bei anderen Thieren, in den Bestand der Regio olfactoria zweierlei Arten von Zellen ein, nämlich Epithel- und Riechzellen. Die ersteren bestehen aus einem breiten, mit einem ovalen Kerne versehenen Zellkörper und einem Centralfortsatze von unregelmässiger Form; der letztere erreicht das unterliegende Bindegewebe, um hier in zahlreiche feine Ausläufer zu zerfallen. Die zweitgenannte Zellenform ist von den Riechzellen des Hechtes nicht wesentlich verschieden, den einzigen Unterschied ausgenommen, dass die genannten Elemente beim Frosche an ihrem äusseren Ende feine Riechhäärchen tragen; unter letzteren unterscheidet M. Schultze bewegliche und unbewegliche. Die Centralfortsätze der Riechzellen sind sehr fein und werden unter dem Einflusse der Macerationsflüssigkeiten varicös, während die peripherischen Fortsätze mehr dick erscheinen und seltener varicös werden.

Exner[2]) konnte auf Grund seiner Untersuchungen über das Geruchsorgan des Frosches die Beobachtungen von M. Schultze nicht bestätigen; er fand im Gegentheil, dass zwischen den Epithel- und den Riechzellen durchaus kein wesentlicher Unterschied bestehe. Nach der Ansicht von Exner haben die Riechzellenkerne nicht immer eine runde Form; die peripherischen Fortsätze der Riechzellen können an Dicke die der Zellkörper der Epithelien erreichen und tragen Flimmerhäärchen. Ausserdem fand Exner, dass die Centralfortsätze der Riechzellen den gleichnamigen Fortsätzen der Epithelzellen oft an Dicke nicht nachstehen und gleich diesen sich theilen können.

Bei einer nachträglichen Prüfung der Arbeit von Exner konnte Paschutin[3]) die Richtigkeit der Befunde des erstgenannten Autors betreffs der Abwesenheit eines scharfen Unterschiedes zwischen Epithel- und Riechzellen nicht constatiren. Nach Paschutin's Untersuchungen ist die Form der Epithelzellen viel mannigfaltiger,

---

1) L. c. pg. 32—42.

2) Untersuchungen über die Riechschleimhaut des Frosches. Sitzungsber. der K. Akademie der Wissensch. zu Wien, Jänner-Heft. 1871.

3) Ueber den Bau der Schleimhaut der regio olfacteria des Frosches. Berichte üb. die Verhandlungen der Kön. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. zu Leipzig. 1873.

als dies von M. Schultze beschrieben wurde; nichtsdestoweniger aber existirt zwischen den letztgenannten und den Riechzellen stets ein sehr merklicher Unterschied. Die Mannigfaltigkeit in der Form der Epithelzellen bezieht sich, nach der Meinung von Paschutin, hauptsächlich auf die Centralfortsätze derselben. Die peripherischen Fortsätze dagegen sind grösstentheils von gleicher Länge und die Kerne der betreffenden Zellen liegen fast stets in gleicher Entfernung von der freien Epitheloberfläche und bilden die Mittelschicht der ovalen Kerne. Die Centralfortsätze der Epithelzellen sind von cylindrischer oder bandförmiger Gestalt; sie anastomosiren nicht selten mit einander mittelst lateraler Verzweigungen oder sie verschmelzen sogar unter einander und bilden zusammenhängende membranöse Platten.

Was die Riechzellen anlangt, so zeichnen sich dieselben, nach der Beschreibung von Paschutin, durch die Einförmigkeit ihrer Centralfortsätze und durch die Mannigfaltigkeit ihrer peripherischen Fortsätze aus. Die Länge der peripherischen Fortsätze kann sehr stark variiren und zwar sind die kürzesten derselben den gleichnamigen Fortsätzen der Epithelzellen an Länge gleich. Ebenso ist auch die Dicke der peripherischen Fortsätze recht verschieden; mitunter sind sie sehr fein, in anderen Fällen hingegen stehen sie an Dicke den peripherischen Fortsätzen der Epithelzellen sehr wenig nach; indess sind sie auch letzterenfalls von den genannten Fortsätzen sehr leicht zu unterscheiden, da sie homogen und stärker lichtbrechend erscheinen und von der Osmiumsäure mehr intensiv gefärbt werden.

Die Centralfortsätze der Riechzellen sind, nach Paschutin, meist von ihrer Ursprungsstelle an sehr fein, in einigen Fällen aber verjüngen sie sich allmählich, so dass die Zelle selbst eine spindelförmige Gestalt gewinnt.

Dies sind kurzgefasst, die Resultate der eingehenden Arbeit von Prof. Paschutin. Die Richtigkeit derselben wurde bald darauf von Çisoff[1]) und Colosanti[2]) bestätigt; ersterer von den

1) Zur Frage über die Endigung des Riechnerven beim Frosche. Arbeiten der naturforsch. Gesellsch. an der Univers. Kasan. Bd. VIII, Lief. 1, 1879 (russ.); „Zur Kenntniss der Regio olfactoria. Medic. Centralbl. XII. 44. 1875.

2) Untersuchungen üb. die Durchschneidung des N. olfactorius bei Fröschen. Archiv für Anatomie, Physiologie u. wissensch. Medicin 1875.

genannten Autoren fand, dass die freie Oberfläche der Epithelzellen von Flimmerhäärchen bedeckt sei, obwohl er bezweifelt, ob letztere den Epithelzellen selbst, oder den Riechzellen angehören, und letzterenfalls den Epithelien bloss anhaften.

Ranvier[1]) endlich stimmt in Betreff der Structur des Riechepithels im Allgemeinen mit den Untersuchungen von M. Schultze überein. Nach der Beschreibung von Ranvier erscheinen die äusseren Enden der Stützzellen schleimig und sind letztere wahrscheinlich als Schleimzellen anzusprechen.

Das peripherische Ende der Riechzellen trägt, den Untersuchungen von Ranvier zufolge, einen feinen Stift, welch letzterem mehrere Riechhäärchen aufsitzen.

Bei meinen Untersuchungen über das Riechepithel des Frosches fand ich, dass letzteres, ähnlich wie bei den Ganoiden und Knochenfischen, aus zelligen Elementen von zweierlei Art besteht, nämlich aus Stütz- oder Epithelzellen und Riechzellen oder Neuroepithelien.

Stützzellen. An einer jeden Stützzelle sind zwei, sowohl ihrer Form als ihrer Structur nach von einander verschiedene Theile zu bemerken, nämlich ein peripherischer und ein centraler Theil (Taf. VII, Fig. I, 1a b, 2a b ....).

Der peripherische Theil nimmt ungefähr ein Drittel der Gesammtlänge des Zellkörpers ein; er hat eine cylindrische Form und enthält in seinem unteren Abschnitte einen grossen ovalen Kern, der eines oder mehrere runde Kernkörperchen beherbergt (Taf. VII, Fig. I, 1a, 2a ..; Fig. II, 3a; Fig. III, 4a, 5a ...; Fig. V, 1a). An Isolationspräparaten der mit Osmiumsäure behandelten Schleimhaut der Regio olfactoria sehen wir, dass der ganze peripherische Theil der Stützzelle sehr hell, durchscheinend ist; das äussere Drittel oder $^2/_3$ dieses Theiles erscheinen erweitert, gleichsam aufgeblasen, so dass der beschriebene Zellenabschnitt eine becher- oder birnförmige Gestalt gewinnt (Taf. VII, Fig. I, 1a, 2a, 3a, 4a, 6a). Nicht selten indess behält der peripherische Theil der Zelle in seiner ganzen Ausdehnung die Form eines mehr oder weniger dicken Cylinders, oder das becherförmig erweiterte äussere Ende desselben verjüngt sich in der Mitte des Cylinders, um darauf auf's Neue in das breitere untere Drittel überzugehen, welch letzteres den Kern ent-

1) L. c.

hält (Taf. VII, Fig. I, 2 a, 4 a; Fig. II, 3 a; Fig. III, 3 a; Fig. V, 6 a).

Bei genauerer Untersuchung finden wir, dass der helle Zelltheil von einer glänzenden doppeltcontourirten, scharf begrenzten Hülle umschlossen ist und dass letztere in den inneren (centralen) membranösen Zellenabschnitt übergeht. Der helle Theil der Zelle besteht gewöhnlich aus einem schönen breitmaschigen Netze glänzender Fäden, die an ihren Kreuzungspunkten sich ein wenig verdicken und mit der Zellhülle zusammenhängen (Taf. VII, Fig. I, 2a, 3a, 4a, 5a, 6a).

Meist bilden die den Kern umgebenden Fäden ein mehr feinmaschiges Netz, wobei der Kern sehr scharf contourirt und mehr dunkel, der äussere Kernpol aber mitunter abgeflacht erscheint. Was die Zwischensubstanz betrifft, welche die Lücken des Fadennetzes ausfüllt, so erscheint dieselbe völlig homogen und glashell. Mitunter ist das Fadennetz der betreffenden Zellen so weitmaschig, dass der ganze peripherische Zellenabschnitt fast glashell erscheint und nur Dank der ihn umhüllenden glänzenden Zellmembran in dem Gesichtsfelde des Mikroskops erkennbar ist.

Die Kerne der Stützzellen haben, wie ich bereits oben bemerkte, eine ovale Form und eine recht beträchtliche Grösse, indem sie mitunter fast die Hälfte des gesammten peripherischen Zellenabschnittes einnehmen. In der Mehrzahl der Fälle erscheinen die Kerne homogen oder sie lassen ein mehr oder weniger scharf hervortretendes Kernnetz erkennen, in dessen Lücken eines oder mehrere grosse Kernkörperchen sich befinden. Die Kerne werden von dem Hämatoxylin intensiv dunkel-violett gefärbt, während die Kerne der Riechzellen eine nur hell rosa-violette Färbung annehmen. Von Interesse ist die Thatsache, dass mitunter Stützzellen angetroffen werden, welche je zwei scharf umgrenzte und mit ihren etwas abgeflachten Oberflächen sich berührende Kerne enthalten, von denen jeder je ein Kernkörperchen aufweist (Taf. VII, Fig. I, 8). Die Anwesenheit solcher Stützzellen deutet darauf hin, dass die Erneuerung dieser Zellen auf dem Wege der Theilung vor sich gehen kann.

Gewöhnlich sind die Stützzellenkerne in mehrere Reihen (zwei) gelagert und bilden die der Peripherie näher liegende Kernzone der gesammten Epithelschicht; mitunter indess nimmt der peripherische Abschnitt einiger Stützzellen fast $^2/_3$ der Gesammtlänge

der Zelle ein, und solchenfalls erscheinen die Zellkerne bedeutend nach innen gerückt, so dass sie zwischen den Kernen der Riechzellen liegen.

Die Oberfläche des beschriebenen Abschnittes der Stützzellen ist nicht immer glatt, sondern bietet nicht selten eine ganze Reihe seichter Vertiefungen, die dem ganzen peripherischen Abschnitte entlang übereinander liegen (Taf. VII, Fig. I, 8 b). Die erwähnten Vertiefungen rühren von dem Drucke her, welche die den Stützzellen eng anliegenden und dabei öfters schlangenförmig gewundenen peripherischen Fortsätze der Riechzellen auf die Oberfläche der ersteren ausüben. Abgesehen von den genannten Vertiefungen, treffen wir an dem äusseren Drittel des peripherischen Zellabschnittes noch viel tiefere, nischenförmige Grübchen; diese letzteren werden durch Druck derjenigen Riechzellen hervorgerufen, welche, wie wir dies weiter unten sehen werden, nahe unter der Oberfläche der Epithelschicht liegen und eine zapfenförmige Gestalt besitzen (Taf. VII, Fig. III, 6; Fig. V).

Das äussere, freie Ende der Stützzellen ist von einem schmalen, ziemlich stark glänzenden Saume bedeckt, welch letzterer ein ganzes Büschel bartförmig angeordneter, sehr langer und feiner Flimmerhärchen trägt (Taf. VII, Fig. I, 1 a; Fig. III, 4 a; Fig. V, 1 a, 4 a). Der beschriebene Saum steht mit der Zellsubstanz selbst in engem Zusammenhange, indess wird er häufig beim Zerzupfen oder bei Druck auf das Präparat sammt den Flimmerhäärchen von der Zelle abgelöst, wobei manchmal mit dem Saume auch ein Theil Zellsubstanz in Verbindung bleibt. Da die peripherischen Fortsätze der Riechzellen der Oberfläche, sowie dem Saume der Stützzellen recht eng anliegen, sehen wir an Zupfpräparaten nicht selten einen von einer Stützzelle abgerissenen Saum mit einem oder mehreren Riechzellenfortsätzen im Zusammenhange (Taf. VII, Fig. I, 1 a, d). Solcherweise erhält man ein der Membrana limitans olfactoria von Brunn[1]) sehr ähnliches Bild. Die genannte Membran existirt meinen Untersuchungen zufolge, bei Fischen gar nicht, beim Frosche aber erscheint dieselbe, wie dies bereits von Exner[2]) und Çisoff[3])

---

1) Untersuchungen über das Riechepithel: Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XI. 1875. Weitere Untersuchungen über das Riechepithel u. sein Verhalten zum N. olfactorius. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. XVII. H. 2. 1879.

2) L. c.

3) L. c.

richtig bemerkt wurde, nur als ein von der Zelle abgerissener Saum, dem noch die Cilien und bisweilen auch die peripherischen Riechzellenfortsätze anhaften.

Ausser den Flimmerhaaren sieht man an dem äusseren Ende vieler Stützzellen häufig noch runde oder kolbenförmige, ganz helle oder aber grobkörnige Klümpchen hervorragen. Letztere hängen mittelst ihres sich verjüngenden Endes noch mit dem äusseren Zellende zusammen, während der übrige Theil des Klümpchens über der freien Epitheloberfläche beträchtlich hervorsteht (Taf. VII, Fig. I, 4, 5).

An einigen Stützzellen sieht man das helle Klümpchen aus dem mittleren (centralen) Theile des äusseren Zellendes hervorragen, während der peripherische Rand desselben von Flimmerhaaren besetzt ist, welche das Klümpchen rings umgeben (Taf. VII, Fig. I, 5); ein anderer Theil der betreffenden Zellen dagegen besitzt, soweit ich bemerken konnte, keine Cilien, und an deren Stelle trifft man die grossen körnigen Klümpchen. In der Mehrzahl der Fälle fehlen die Cilien an denjenigen Stützzellen, deren peripherischer Abschnitt bedeutend sich verbreitert, so dass die betreffenden Zellen eine birn- oder becherförmige Gestalt darbieten. Sehr häufig sieht man an dem äusseren verengten Ende der eben genannten Stützzellen eine scharf umschriebene runde oder ovale Oeffnung, aus der die oben beschriebenen körnigen Pfröpfe austreten (Fig. I, 3, 4). Nach Behandlung des Riechepithels mit Osmiumsäure und Maceration desselben nach dem oben angegebenen Verfahren, werden sowohl die Flimmercilien als auch die hellen Klümpchen sehr gut erhalten; beim Zerzupfen trifft man nicht selten kleine Stückchen des Epithelstratums in seiner ganzen Dicke und an solchen Präparaten ist es ersichtlich, dass die freie Oberfläche der genannten Schicht von langen, nach einer Richtung hin gebogenen Cilien dicht bedeckt ist, zwischen letzteren aber ragen stellweise die grossen hellen kolbenförmigen Klümpchen hervor. Bei der Isolation werden letztere von den Zellen oft abgerissen und schwimmen in ziemlich grosser Anzahl in der umgebenden Flüssigkeit. Mitunter löst sich von dem äusseren Ende einer Stützzelle der Saum derselben nebst den Cilien und dem kolbenförmigen hellen Klümpchen völlig ab. Bei genauerer Untersuchung der Structur der genannten Klümpchen kann man sich überzeugen, dass die Substanz derselben, ähnlich der des peri-

pherischen Zellabschnittes, aus einem grobmaschigen Fadennetze und einer glashellen Zwischensubstanz besteht (Taf. VII, Fig. I, 4).

Härtet man die Riechschleimhaut in Osmiumsäure und fertigt aus derselben Schnitte an, welch letztere mit Hämatoxylin gefärbt werden, so fällt vor Allem die Thatsache auf, dass die den peripherischen Abschnitten der Stützzellen entsprechende, verhältnissmässig schmale peripherische Zone der ganzen Dicke der Epithelschicht intensiv blau oder dunkel violett gefärbt wird, während der übrige Theil des Epithels, mit Ausnahme der Zellkerne, völlig ungefärbt bleibt. Ausserdem ist an den nämlichen Präparaten ersichtlich, dass die oben beschriebenen kolbenförmigen hellen, an den äusseren Enden der Stützzellen hervortretenden Klümpchen ebenfalls eine gesättigt blaue Färbung angenommen haben und über der freien Epitheloberfläche hervorragen (Taf. VII, Fig. X, b). An Schnitten von Präparaten, die in einer Mischung von Chromsäure und Essigsäure oder Müller'scher Flüssigkeit und Alkohol gehärtet und mit Saffranin oder Bismarckbraun gefärbt sind, erscheinen die äusseren Enden der Stützzellen rosenroth resp. dunkelbraun, während der übrige Theil der Zelle fast ungefärbt bleibt.

Berücksichtigt man die Structur des peripherischen Theiles der Stützzellen, d. h. dessen Bestand aus einem grobkörnigen Fadennetze und einer glashellen Zwischensubstanz, ferner die Anwesenheit einer Membran und heller Klümpchen, und schliesslich die intensive Färbung durch Hämatoxylin etc., so müssen die betreffenden Zellen, ähnlich wie bei den Knochenfischen, für Schleimzellen angesehen werden. Die hellen, aus dem äusseren Ende einiger Stützzellen austretenden Klümpchen sind nichts anderes, als Schleimpfröpfe, welche mit eben solchen Gebilden, wie wir sie in echten Schleimzellen finden, identisch sind.

Zu Gunsten des schleimigen Characters spricht, abgesehen von der Structur der beschriebenen Zellen, schon die Fähigkeit derselben von dem Hämatoxylin intensiv gefärbt zu werden, was nach dem Belege von Paulsen[1]) ausschliesslich den Schleimzellen eigenthümlich ist.

Gewöhnlich treffen wir an einer und derselben Regio olfactoria die Stütz- resp. Schleimzellen in verschiedenen Stadien ihrer

---

1) Ueber die Drüsen der Nasenschleimhaut etc. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 26. II. 1885.

Function: die einen erscheinen stark gequollen und bieten eine birn-, becher- oder kugelförmige Gestalt, wobei ein Theil ihres Inhaltes in Form eines Schleimpfropfes hervorragt; andere dagegen haben den grössten Theil ihres Inhaltes bereits entleert, ihre Hülle erscheint daher zusammengefallen, mehr oder weniger faltig und der ganze peripherische Theil bedeutend verjüngt. Letzterenfalls sind die Stützzellen sehr leicht mit den Riechzellen zu verwechseln; von den eben genannten Zellen unterscheiden sie sich aber durch ihr einigermaassen becherförmig erweitertes helles äusseres Ende und durch die Anwesenheit des membranösen Centralfortsatzes (Taf. VII, Fig. I, 8b; Fig. V, 5a). Soweit ich bemerken konnte, entbehren die zusammengefallenen Zellen sowohl des Saumes, als auch der Cilien.

Der Umstand, dass die Stützzellen einen schleimigen Character haben, spricht meines Erachtens allein schon gegen die Existenz einer Membrana limitans olfactoria von Brunn.

Das untere (innere) Ende des peripherischen Theiles der Stützzellen geht, mitunter etwas sich verschmälernd, in den centralen Theil über, welch letzterer ungefähr $^{2}/_{3}$ der Gesammtlänge der Zelle einnimmt und bis dicht an das unterliegende Gewebe reicht (Taf. VII, Fig. I, 1 b, 2 b . . . .). Die den centralen Zellenabschnitt characterisirende Eigenthümlichkeit besteht darin, dass derselbe seiner ganzen Länge nach die Form einer mehr oder weniger dünnen, homogenen Platte besitzt; die Oberfläche dieser letzteren ist nicht überall glatt, sondern im Gegentheil von einer ganzen Reihe von Vertiefungen verschiedener Form und Grösse bedeckt. Es sind dies Nischen, die zur Aufnahme der convexen Zellkörper der Riechzellen bestimmt sind. Die Ränder der erwähnten Vertiefungen erscheinen stark glänzend, während die concaven, dünneren Theile des plattenförmigen centralen Zellenabschnittes dermaassen durchsichtig erscheinen, dass man dieselben mitunter nur mit Hülfe zellfärbender Substanzen, wie z. B. des Saffranin u. A., ansichtig wird (Taf. VII, Fig. I; Fig. II; Fig, V).

Nicht selten verjüngen sich stellenweise die centralen Abschnitte der Stützzellen und nehmen eine mehr oder weniger cylindrische Form an, werden aber darauf wieder breiter und gehen in eine Platte über, oder sie zerfallen in ihrem unteren Drittel in mehrere dünne Plättchen, die häufig mit denen der benachbarten Stützzellen in Verbindung stehen (Fig. I, 5b; Fig. V, 4). Manchmal

werden die Centralabschnitte der beschriebenen Zellen durch den Druck, den die Riechzellen auf dieselben ausüben, stellweise usurirt, und erscheinen daher von runden oder ovalen Lücken durchsetzt.

Was das innere Ende des Centralabschnittes der Stützzellen anlangt, so verjüngt sich dasselbe ein wenig, um darauf in einen glänzenden Fuss überzugehen, dessen Sohle dem unterliegenden Bindegewebe anliegt, oder das betreffende Zellende zerfällt in mehrere dünne Plättchen, die sich mit denen der Nachbarzellen mannigfach verflechten und an das unterliegende Bindegewebe fixirt sind (Taf. VII, Fig. I, 5 b; Fig. II, 3; Fig. III, 4; Fig. V, 2, 6). Einen Zusammenhang der Centralenden der Stützzellen mit den Basalzellen, wie ihn Çisoff[1]) beschreibt, konnte ich nicht bemerken. Sehr oft findet man besonders in dem äusseren Abschnitte der Stützzellen, eine grössere oder geringere Menge runder glänzender Körnchen von gelblicher Farbe.

Da der peripherische schleimige Theil der Stützzellen, wie wir oben sahen, sehr oft verbreitert erscheint, während der centrale Theil schmal und lang ausläuft, so gewinnt die Zelle die Gestalt eines Bechers mit langem und schlankem Fusse und erinnert an die becherförmigen Zellen, welche von List[2]) den Namen „gestielte Becherzellen" erhalten haben.

Was die Länge der Stützzellen anlangt, so hängt sie von der Dicke der Epithelschicht ab, und zwar ist hauptsächlich der centrale Zellenabschnitt Veränderungen in seiner Länge unterworfen, während sich dagegen die Länge des peripherischen Abschnittes sehr wenig verändert. Gewöhnlich sind dort, wo die Epithelschicht sehr dünn wird, die centralen Abschnitte der Stützzellen so kurz, dass die ganze Zelle die Gestalt einer einfachen becherförmigen Schleimzelle gewinnt.

Aus all dem oben Dargelegten ersehen wir, dass die Stützzellen beim Frosche, ähnlich wie beim Hechte, zu den Schleimzellen gehören, wesshalb sie von den Riechzellen, mit denen sie nichts gemein haben, leicht zu unterscheiden sind.

Die Riechzellen beim Frosche bestehen, ähnlich wie auch

---

1) L. c.

2) Ueber Becherzellen und Leydig'sche Zellen. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 26. H. 4. 1886, pg. 546.

bei den höher oben beschriebenen Thieren, aus zelligen Elementen von dreierlei Art, die sich von einander durch ihre Lage und Form scharf unterscheiden. Die einen sind mit den Riechzellen von M. Schultze vollkommen identisch, die anderen besitzen die Gestalt von Stäbchen oder Cylindern, und die Zellen der dritten Art schliesslich haben eine zapfen- oder tonnenförmige Gestalt.

a) Die Riechzellen von M. Schultze bestehen aus einem spindelförmigen oder ein wenig abgerundeten Zellkörper, der je 2 Fortsätze, einen peripherischen und einen centralen absendet (Taf. VII, Fig. II, 1, 2, 3c). Der Zellkörper enthält einen grossen, hellen, runden oder leicht ovalen Kern, welcher aus einem feinen Fadennetze besteht; in den Lücken dieses letzteren liegen eines oder mehrere Kernkörperchen. Der Kern ist gewöhnlich von einer dünnen Schicht von Zellsubstanz umgeben, welch letztere in etwas grössere Menge an den Kernpolen sich ansammelt; die Zellsubstanz erscheint völlig homogen, oder sie lässt ein sehr feinmaschiges Fadennetz erkennen. Nicht selten trifft man in der Zellsubstanz mehrere kleine, runde, hell glänzende, gelblich gefärbte Körnchen.

Die an dem oberen Kernpole befindliche Zellsubstanz verjüngt sich entweder allmählich oder rasch, um in einen peripherischen Fortsatz auszulaufen, der in seiner ganzen Ausdehnung stark glänzend, homogen, mitunter aber leicht längsgestreift erscheint. Nicht selten erscheint der peripherische Fortsatz an seinem Ansatzpunkte an der Zelle sehr dünn, um darauf wieder breiter zu werden; in dem verbreiterten Theile des Fortsatzes bemerkt man mitunter die bereits oben erwähnten glänzenden Körnchen (Taf. VII, Fig. II, 1, 2).

Gewöhnlich beschreiben die peripherischen Fortsätze während ihres Verlaufes mehr oder weniger zahlreiche Biegungen (Fig. II, 3), recht oft aber scheinen sie ihrer ganzen Länge nach schlangenförmig gewunden (Taf. VII, Fig. I, 6 b) und in Folge dessen bildet sich an den ihnen anliegenden Oberflächen der Stützzellen eine ganze Reihe der bereits oben erwähnten Vertiefungen (Taf. VII, Fig. I, 6 a). Diese letzteren sind in dem peripherischen schleimigen Theile der Stützzellen besonders deutlich entwickelt, da derselbe weicher ist und dem seitens der gewundenen peripherischen Fortsätze der Riechzellen ausgeübten Drucke leichter nachgibt. Die Länge des peripherischen Fortsatzes ist verschieden und steht mit der Lage des Zellkörpers und der Dicke der Epithelschicht in engem Zusammenhange: je näher der Zellkörper dem unterliegenden Bindegewebe liegt, desto länger

ist der peripherische Fortsatz und umgekehrt. In der Mehrzahl der Fälle liegen, soweit ich bemerken konnte, die Zellkörper der äussersten (peripherischen) Reihe der beschriebenen Zellen unmittelbar unterhalb des inneren Endes des schleimigen (peripherischen) Abschnittes der Stützzellen. Was die Dicke der peripherischen Fortsätze betrifft, so ist sie stets gering, unabhängig davon, ob nun der Fortsatz sehr lang oder im Gegentheil kurz ist; mitunter sind die Fortsätze so dünn, dass man sie mit Recht als fadenförmig bezeichnen kann.

Das äussere, freie Ende des peripherischen Fortsatzes erscheint etwas abgerundet, nicht selten leicht verdickt und geht darauf in einen kurzen Stift über; letzterer trägt ein ganzes Büschel feiner, stark glänzender Riechhärchen (Taf. VII, Fig, II, 2); dieselben sind stets dicker und kürzer als die Flimmercilien und reissen bei der Isolation leicht ab.

Unter dem Einflusse der Osmiumsäure, langedauernder Maceration etc. entstehen an den peripherischen Fortsätzen varicöse Verdickungen von verschiedener Grösse.

Der Centralfortsatz nimmt an der um den unteren Kernpol angesammelten Zellsubstanz seinen Ursprung und erscheint in Gestalt eines feinsten, glänzenden varicösen Fädchens, dessen inneres Ende so stark verjüngt ist, dass derselbe selbst bei starken Vergrösserungen kaum wahrnehmbar ist; mit der Verjüngung des Centralfortsatzes nimmt auch die Grösse der varicösen Verdickungen ab (Taf. VII, Fig. II, 1, 2, 3 c).

Die Dicke des Centralfortsatzes der beschriebenen Zellen ist in der Mehrzahl der Fälle mehr oder weniger constant, unabhängig davon, ob der Zellkörper der Oberfläche der Epithelschicht näher liegt oder weiter von derselben absteht; und nur an seinem Ursprunge an der Zelle erscheint er etwas dicker, als in seinem übrigen Verlaufe. Was die Länge der Centralfortsätze anlangt, so hängt sie durchaus von der Lage des Zellkörpers und von der Dicke der Epithelschicht ab.

An Zupfpräparaten trifft man nicht selten einzelne Stützzellen, die von mehreren Riechzellen umgeben sind; die Centralfortsätze dieser letzteren lassen sich recht weit, fast dicht bis an das innere Drittel der Stützzellen verfolgen und man sieht die getheilten inneren Enden der genannten Fortsätze verschiedenartig miteinander verflochten, so dass sich gleichsam ein Netzwerk bildet. Es ist im

gegebenen Falle sehr schwer, den weiteren Verlauf der Centralfortsätze zu verfolgen, da dieselben den membranösen Stützzellen eng anliegen und ihrer geringen Dicke wegen sich der Beobachtung entziehen. Wahrscheinlich haben derartige Präparate Exner zu dem Schlusse verleitet, dass die Centralfortsätze der Riechzellen in dem Maschennetze eingepflanzt seien, welch letzteres von den Centralfortsätzen der Epithelzellen (an der Grenze des Bindegewebes) gebildet wird und sich mit den feinen Stämmchen des Riechnerven unmittelbar vereinigt: das von den verzweigten Enden der Centralabschnitte der Stützzellen gebildete Netzwerk wurde von Exner für ein subepitheliales Nervennetz gehalten.

b) Die Riechstäbchen bestehen aus einem Zellkörper von stets regelmässiger ovaler Form und einem grossen, fast den ganzen Zellkörper ausfüllenden, ovalen Kerne (Taf. VII, Fig. III, 1, 2, 3, 4 b, 5 b). Der Kern erscheint hell und homogen oder er enthält ein feines Kernnetz, in dessen Lücken eines oder zwei Kernkörperchen liegen. Ausserdem erblickt man an dem Kerne stets noch feine glänzende Linien, die in leicht gewundenem Verlaufe der Längsaxe des Kernes entlang ziehen. Indess zeigt eine genauere Untersuchung, dass die erwähnten Linien nicht innerhalb der Kernsubstanz selbst, sondern vielmehr an deren Peripherie gelegen sind und ist ihre Entstehung wahrscheinlich aus der Anwesenheit seichter Riffe an der Oberfläche des Riechzellenkörpers zu erklären (Taf. VII, Fig. III, 1). Die Zellkörper der oberflächlichsten Reihe der Riechstäbchen sind oberhalb des kerntragenden Theiles der Stützzellen, zwischen den peripherischen Abschnitten dieser letzteren gelegen.

Der Zellkörper sendet an der dem oberen Kernpole entsprechenden Stelle einen ziemlich dicken peripherischen Fortsatz, welcher in seiner ganzen Ausdehnung, von seinem Ursprunge an bis an sein freies Ende die Gestalt eines regelmässigen Cylinders behält. Der peripherische Fortsatz scheint aus einer homogenen Substanz zu bestehen oder dieselbe erscheint leicht längsgestreift und wird von der Osmiumsäure gelblich gefärbt (Taf. VII, Fig. III, 1, 2, 3, 4 b, 5 b). Das äussere Ende des peripherischen Fortsatzes ist leicht abgerundet und läuft in einen kurzen Stift aus (Fig. III, 1), der seinerseits ein Büschel von Riechhäärchen trägt; letztere reissen bei der Isolation leicht ab, so dass man dieselben an Isolationspräparaten nur an etlichen der betreffenden Zellen antrifft.

Bei Behandlung mit schwachen Osmium- und Chromsäure-

lösungen, sowie bei andauernder Maceration gelang es mir nicht, an den peripherischen Fortsätzen der beschriebenen Zellen varicöse Anschwellungen zu bemerken, ungeachtet dessen, dass an den nämlichen Präparaten viele von den peripherischen Fortsätzen der M. Schultze'schen Riechzellen deutlich varicös waren.

Was die Länge der peripherischen Fortsätze anlangt, so hängt sie von der Lage des Zellkörpers selbst und von der Dicke der Epithelschicht ab; gewöhnlich schwankt die Länge der Riechstäbchen, von der Ursprungsstelle der Centralfortsätze gerechnet, zwischen 0,032—0,087 mm, während die Dicke im Niveau des Kerns 0,0075 mm beträgt. Die Dicke der peripherischen Fortsätze ist gewöhnlich etwas beträchtlicher als die der gleichnamigen Fortsätze der M. Schultze'schen Riechzellen und hängt, soweit ich bemerken konnte, nicht von der Lage des Zellkörpers der Riechstäbchen ab. Nicht selten sieht man an Isolationspräparaten, wie eine Stützzelle von mehreren Riechstäbchen und M. Schultze'schen Riechzellen umgeben ist und auch hier unterscheiden sich die beiden genannten Zellenformen, trotz der fast gleichen Länge ihrer peripherischen Fortsätze, dennoch recht scharf von einander (Taf. VII, Fig. III, 5).

Der Zellkörper des Riechstäbchens trägt an seinem unteren Ende einen glänzenden centralen Fortsatz, dessen Dicke stets (mitunter um 2—3 Mal) beträchtlicher ist als die Dicke der Centralfortsätze der oben beschriebenen Riechzellen; das innere Ende des Fortsatzes erscheint gewöhnlich etwas verjüngt (Taf. VII, Fig. III, 1, 2, 3, 4 b). An den centralen Fortsätzen sind stets mehrere varicöse Verdickungen wahrzunehmen, welche die varicösen Verdickungen der Centralfortsätze der M. Schultze'schen Zellen grösstentheils an Dicke übertreffen. Die Länge der Fortsätze hängt von der Lage des Zellkörpers und von der Dicke des Riechepithels ab. Die Dicke derselben bleibt indess annähernd constant, wodurch es noch leichter möglich wird, die Riechstäbchen von den übrigen Riechzellen zu unterscheiden. Derartige Zellen sind, wie sich aus der Beschreibung und den Zeichnungen schliessen lässt, auch von Exner[1]) und von Paschutin[2]) gesehen worden. Der erstgenannte Autor hielt sie für Uebergangsformen zwischen den Epithel- und

---

1) L. c.

2) L. c.

den Riechzellen. Paschutin unterscheidet die beschriebenen Zellen von den anderen Riechzellenarten hauptsächlich daran, dass die Centralfortsätze der ersteren sich allmählich verjüngen und erst in einer gewissen Entfernung von dem Kerne in Gestalt feiner varicöser Fäden auftreten; zwischen den beschriebenen Formen und den übrigen Riechzellen existirt, nach Paschutin, eine ganze Reihe von Uebergangsformen.

Auf Grund meiner Untersuchungen bilden die Riechstäbchen eine besondere Art der Riechzellen und sind bei Fischen, Amphibien, gleichwie auch bei Reptilien und anderen Thieren beständig anzutreffen, worüber ich mir indess vorbehalte in dem zweiten Theile meiner Arbeit ausführlich zu berichten. Uebergangsformen zwischen den Riechstäbchen und den Zellen von M. Schultze gelang es mir, trotz sorgfältiger Untersuchungen, nicht zu finden.

c) Die Riechzapfen unterscheiden sich so sehr von den oben beschriebenen Zellenarten, dass wir sie, ähnlich wie bei den Fischen, in eine besondere Gruppe ausscheiden müssen. Die beschriebenen Zellen bestehen aus einem zapfenförmigen Zellkörper, dessen oberes und unteres Ende mehr oder weniger in die Länge gezogen oder abgerundet erscheint; nicht selten besitzt die ganze Zelle eine abgerundete Form und ähnelt einem kurzen und dicken Tönnchen (Taf. VII, Fig. IV, 1, 2 . . .; Fig. V, 1 b, 2 b . . . . .). Die Substanz der Riechzapfen wird von der Osmiumsäure etwas dunkeler gefärbt als die der anderen Riechzellen und besteht aus feinsten Fädchen, welche der Zelle entlang verlaufen, um darauf in den massiven Centralfortsatz der Zelle überzugehen. In dem mittleren Theile der Riechzapfen oder nahe dem inneren Zellende liegt gewöhnlich der grosse, runde und helle Kern, der ein mitunter sehr scharf ausgeprochenes Kernnetz erkennen lässt. In den Lücken dieses letzteren liegen mehrere grosse Kernkörperchen. An mit Osmiumsäure behandelten Präparaten erscheinen die Kerne ziemlich scharf contourirt, da die Substanz der Riechzapfen, wie bereits oben bemerkt, eine mehr oder weniger dunkele Färbung annimmt (Taf. VII, Fig. IV, 1, 2, 3 . . .; Fig. V, 1 b, 2 b, 3 b . . . . .).

Die Oberfläche der Riechzapfen erscheint glatt, das freie Zellende ist entweder ein wenig abgerundet oder flach und nicht selten gelang es mir an demselben glänzende, verhältnissmässig dicke Riechhäärchen wahrzunehmen; letztere reissen indess bei der Isolation sehr leicht ab. In einigen Fällen trifft man Riechzapfen, an

deren äusserem Ende helle Eiweisstropfen hervortreten (Taf. VII, Fig. IV, 2). Den Ursprung der erwähnten Tropfen erkläre ich mir im gegebenen Falle gleichfalls aus der Einwirkung der Reagentien, der die zelligen Elemente härtet und dadurch einen Theil des mehr flüssigen Inhaltes gleichsam auspresst. Die Länge der Riechzapfen betreffend, so schwankt dieselbe zwischen 0,022—0,037 mm, die Dicke dagegen ist (im Niveau des Kerns) gleich 0,010—0,015 mm.

Die Riechzapfen sind stets in dem der Peripherie nächst liegenden Theile der Epithelschicht gelagert; sie liegen dem oberen Theile des schleimigen Zellabschnittes der Stützzellen eng an und die Berührungsstellen sind durch ziemlich tiefe, an den Stützzellen wahrnehmbare Eindrücke — Nischen — gekennzeichnet, welch letztere zur Aufnahme des mittleren, etwas convexen Theiles des Riechzapfens dienen (Taf. VII, Fig. V, 2 b, 3 b, 4 b, 5 b, 7 b).

An Isolationspräparaten und an Querschnitten der Schleimhaut der Regio olfactoria ist leicht zu ersehen, dass sämmtliche Riechzapfen in einer Reihe und in gewisser Entfernung von einander liegen. Die Zahl der betreffenden Zellen muss eine recht bedeutende sein, da an jedem Zupfpräparate eine grosse Menge derselben entweder isolirt unter anderen zelligen Elementen umherschwimmt oder den Stützzellen anliegt.

Fertigt man mithin einen Verticalschnitt durch die Schleimhaut der Regio olfactoria des Frosches an, so wird die der Peripherie nächst liegende Schicht des Epithels keineswegs kernlos erscheinen, wie es Paschutin wollte, sondern wir nehmen in derselben eine ganze Reihe von Kernen wahr; letztere gehören hauptsächlich den Riechzapfen, theils aber auch den Riechstäbchen an.

Das innere Ende der Riechzapfen geht in den dicken Centralfortsatz über, welcher aus feinsten Nervenfibrillen besteht und daher gewöhnlich eine recht deutlich ausgesprochene Längsstreifung erkennen lässt (Taf. VII, Fig. IV, 1, 2 . . .; Fig. V, 1 b, 5 b, 6 b). Die Dicke des Centralfortsatzes ist nicht selten so beträchtlich, dass sie die Dicke der gleichartigen Fortsätze der Riechstäbchen um mehrmals übertrifft. Mitunter ist der Centralfortsatz an seinem Ursprunge bedeutend dicker, und verjüngt sich darauf ein wenig, ohne indess seine characteristischen Merkmale einzubüssen, d. h. er erscheint längsgestreift und stets dicker als die Centralfortsätze der anderen Riechzellen.

Unter dem Einflusse der Osmiumsäure nehmen die beschrie-

benen Fortsätze, gleich der Substanz der Zelle selbst, eine mehr oder weniger dunkele Färbung an und hierbei lassen sich an denselben nicht selten varicöse Erweiterungen erkennen. Die Länge der Centralfortsätze ist einerseits von der Grösse des Riechzapfens, andererseits aber von der Dicke der Epithelschicht abhängig.

Wenn wir nun alles über die Riechzapfen Gesagte resümiren, so sehen wir, dass sie durch ihre Form, ihre Lage und Structur, sowie durch die Anwesenheit der dicken, längsgestreiften, von der Osmiumsäure mehr oder weniger dunkel sich färbenden Fortsätze sehr leicht von den übrigen Formen der Riechzellen zu unterscheiden sind.

Die Basalzellen sind abgeflachte, sternförmige Gebilde und bestehen aus einem ovalen oder runden, hellen und ziemlich grossen Kerne, der von einer sehr geringen Menge Zellsubstanz umgeben ist; der Kern enthält eines oder mehrere grosse Kernkörperchen (Taf. VII, Fig. VI). Die Zellsubstanz besteht aus einem feinmaschigen Fadennetze und geht in mehrere bogenförmig verlaufende, sich verzweigende Fortsätze über, welch letztere mit den gleichartigen Fortsätzen der Nachbarzellen sich vereinigen. Gewöhnlich liegen die Basalzellen dem unterliegenden Bindegewebe an, ihre Zellkörper aber ragen ein wenig in die Schicht des Riechepithels hinein und sind zwischen den verzweigten inneren Enden der Stützzellen gelegen.

Der Riechnerv endet, nach den Untersuchungen von M. Schultze [1]), dergestalt, dass die feinen Verzweigungen des N. olfactorius dicht an das Epithel herantreten; hierbei zerfallen einige von ihnen in feinste Nervenfibrillen, während die anderen erst in dem Momente ihres Durchtretens durch die Grenzfläche des Bindegewebes oder gar innerhalb des Epithels selbst dem nämlichen Schicksale unterliegen. Einen Zusammenhang zwischen den Primitivfasern des Riechnerven und den Centralfortsätzen der Riechzellen hatte M. Schultze nicht gesehen.

Nach den Beobachtungen von Exner [2]) bilden die Zweige des Riechnerven beim Frosche, ähnlich wie auch bei anderen Thieren, unmittelbar unter dem Epithel ein weitmaschiges Netz, aus welchem sowohl die Centralfortsätze der Epithelzellen als auch die der Riechzellen hervorgehen.

---

1) L. c. pg. 38.

2) L. c. pg. 55.

Paschutin[1]) gelangte bei einer nachträglichen Prüfung der Arbeit von Exner fast zu den nämlichen Resultaten, wie M. Schultze. Er fand nämlich, dass die Centralfortsätze der Riechzellen sich in einzelne Bündel sammeln, welch letztere in der Tiefe des Epithelstratums eine horizontale Richtung einschlagen, eine Strecke weit zwischen den Centralfortsätzen der Epithelzellen (wo die letztgenannten Fortsätze in das subepitheliale Bindegewebe übergehen) hinziehen, darauf nach abwärts umbiegen und in Gestalt markloser Nervenfasern in das unterliegende Gewebe eindringen. Einen Zusammenhang der Riechzellen mit den Nervenfasern gelang es Paschutin, wie auch M. Schultze, nicht zu constatiren.

Nach den Beobachtungen von v. Brunn[2]) bilden die Centralfortsätze der Riechzellen beim Frosche unmittelbar unter dem Epithel einen dichten, aus varicösen Fibrillen gebildeter Plexus. Die Nervenbündel des Olfactorius erreichen, nach Brunn, die obersten Schichten der Schleimhaut und zerfallen hier in Fibrillen; einen Zusammenhang dieser letzteren mit den Centralfortsätzen der Riechzellen konnte er nicht bemerken. Çisoff[3]) und Colosanti[4]) gelangten hinsichtlich der Frage über die Nervenendigungen des Olfactorius zu den nämlichen Resultaten, wie Paschutin, und auch diese Autoren äusserten sich gegen die Existenz eines subepithelialen Nervennetzes im Sinne Exner's. Ranvier[5]) endlich, dessen Untersuchungen sich indess nicht direkt auf den Frosch beziehen, glaubt, wie bereits oben erwähnt, dass die feinen Stämmchen des Riechnerven in das Epithel treten und oberhalb der Basalzellen einen Plexus bilden, welch letzterer mit den Centralfortsätzen der Riechzellen in Verbindung steht.

Zu dem Studium der Endigung des Riechnerven benutzte ich sowohl Schnitte durch die mit einer $^1/_2$ $^0/_0$igen Chlorgoldlösung behandelte Schleimhaut der Regio olfactoria, als auch Zupfpräparate der in ($1^0/_0$iger) Osmiumsäure gehärteten Schleimhaut. Legt man die Riechschleimhaut des Frosches anfangs auf 40—50 Minuten in eine $^1/_2$ $^0/_0$ige Chlorgoldlösung, darauf aber (bis zur Reduction des

1) L. c. pg. 263.
2) L. c. pg. 471.
3) L. c. pg. 13.
4) L. c.
5) L. c.

Goldes) in angesäuertes Wasser und härtet nun das Präparat in Alkohol, um es in Paraffin oder Celloidin einzuschliessen, so ist es nicht schwer, mit Hülfe des Mikrotoms eine ganze Serie von Verticalschnitten zu fertigen. An diesen letzteren tritt der Verlauf der Nervenstämmchen des Olfactorius und deren Verhältniss zu der Epithelschicht sehr schön hervor.

Gewöhnlich nehmen die Nervenstämmchen eine dunkel-violette Färbung an, während das unterliegende Bindegewebe fast farblos bleibt; die Epithelschicht gewinnt gleichfalls eine mehr oder weniger intensive violett-rosa Färbung und die Centralfortsätze der Riechzellen, insbesondere aber die varicösen Anschwellungen dieser Fortsätze, nehmen, ähnlich den Nervenfasern, eine intensivere Färbung an und stechen dadurch von den übrigen umliegenden Elementen (den Basalzellen etc.) ziemlich scharf ab. An derartigen Präparaten sehen wir, dass die dicken Zweige des N. olfactorius aus den tiefen Schichten des unterliegenden Bindegewebes in bogenförmiger Biegung nach aufwärts — gegen die Epithelschicht steigen. Während dieses Verlaufes zerfallen die genannten Nervenzweige allmählich in eine Menge feinerer Verästelungen, die theilweise unter einander anastomosiren und sehr feine, die Blutgefässe umflechtende Stämmchen senden. Darauf erreichen die letzterwähnten Nervenästchen in ganz geradem oder etwas schrägem Verlaufe die Grenze zwischen dem Epithel und dem Bindegewebe und durchsetzen die Schicht der Basalzellen, um in die Tiefe der Epithelschicht einzudringen (Taf. VII, Fig. VII, a; Fig. VIII, b). Während aber die Verzweigungen der Riechnerven an der Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe hinziehen, anastomosiren sie nicht mit einander und existirt daher keine Spur eines subepithelialen Plexus im Sinne Exner's. Ich habe eine Menge vorzüglicher Goldpräparate sorgfältig durchmustert und konnte stets nur das directe Eindringen der Nervenstämmchen in das Epithel constatiren.

Die Mehrzahl der Nervenzweige zerfällt, nachdem sie in die Epithelschicht eingedrungen und bisweilen eine grosse Strecke weit die genannte Schicht durchsetzt, in ein ganzes Bündel varicöser Nervenfibrillen; letztere gehen allem Anscheine nach direct in die gleichfalls varicösen Centralfortsätze der Riechzellen über (Taf. VII, Fig. VIII, b).

Der Zerfall der Nervenzweige in Primitivfibrillen findet, wie dies bereits höher oben von mir erwähnt ist, in der Tiefe der

Epithelschicht, in grösserer oder geringerer Entfernung von den Basalzellen statt; nicht selten geht dem Zerfalle in Primitivfibrillen eine gabelförmige Theilung des betreffenden Nervenzweiges vorher. Indess sehen wir einige der Nervenzweige bereits an der Grenze zwischen dem Bindegewebe und dem Epithel oder zwischen den Basalzellen in Fibrillen zerfallen; oder endlich gibt ein Nervenzweig, bevor er in das Epithel eingetreten, mehrere varicöse Nervenfäden ab, welche in schräger Richtung das Epithelstratum durchsetzen (Taf. VII, Fig. VIII, b).

Ferner fand ich unter den Schnittpräparaten nicht selten solche, an denen sich ein Theil der Epithelschicht von dem unterliegenden Bindegewebe abgelöst hatte, hierbei waren aber die der Epithelschicht zugehörigen Verzweigungen des Olfactorius mit den in dem Bindegewebe liegenden Stämmchen desselben Nerven in Verbindung geblieben und ragten ziemlich weit über dem Niveau des Bindegewebes hervor (Taf. VII, Fig. VII, a). Aller Wahrscheinlichkeit nach waren im gegebenen Falle die betreffenden Nervenzweige an den Stellen abgerissen, wo sie in Primitivfibrillen zerfielen.

Wir sehen also, dass die Zweige des Riechnerven bei dem Frosche weder einen subepithelialen Plexus im Sinne Exner's oder Brunn's noch einen intraepithelialen Plexus im Sinne Ranviers's bilden; im Gegentheil, die genannten Nervenzweige zerfallen hauptsächlich innerhalb des Epithels selbst oder an der Grenze zwischen dem letzteren und dem Bindegewebe in Primitivfibrillen, welch letztere aller Wahrscheinlichkeit nach in die Centralfortsätze der Riechzellen übergehen.

Schliesslich erweist es sich also, dass wir die richtigste Beschreibung des Verlaufes der Olfactoriusfasern beim Frosche und deren Verhältniss zur Epithelschicht dennoch dem berühmten M. Schultze zu verdanken haben.

Den directen Zusammenhang der Fasern des Riechnerven mit den Riechzellen in aller Deutlichkeit zu constatiren, scheint mir an Schnittpräparaten unmöglich; zu diesem Zwecke ist es wohl unbedingt erforderlich, zu Zupfpräparaten der in Osmiumsäure gehärteten Schleimhaut der Regio olfactoria seine Zuflucht zu nehmen.

An Zupfpräparaten der nach der oben angegebenen Methode behandelten Schleimhaut treffen wir nicht selten vollkommen isolirte Riechzellen, deren Centralfortsätze sich allmählich verjüngen, um darauf in ziemlich dicke glänzende Nervenstämmchen überzugehen.

Letztere haben mitunter eine ziemlich beträchtliche Länge und lassen eine deutlich ausgesprochene Längsstreifung erkennen (Taf. VII, Fig. II, 3c; Fig. IX, 1, 2, 3, 4).

Sehr oft sieht man an derartigen Stämmchen noch mehrere kurze, varicöse Fäden hervorgehen, welch letztere wohl nichts anderes sind, als die abgerissenen Fortsätze der Riechzellen (Taf. VII, Fig. IX, 1, 2 . .).

Gewöhnlich hängen die erwähnten Nervenstämmchen und die Centralfortsätze der Riechzellen so eng mit einander zusammen, dass ein Druck auf das Deckgläschen und das Hin- und Herrücken des Präparates sie nicht von einander trennt. Letzterer Umstand spricht wohl dafür, dass im gegebenen Falle die Centralfortsätze der Riechzellen nicht zufällig an den Nervenstämmchen haften, sondern dass sie in der That in directer Verbindung mit letzteren stehen.

Ausserdem trifft man, wie bereits oben bemerkt, an Zupfpräparaten nicht selten Riechzellen, deren Centralfortsätze dem unteren Ende der Stützzellen anzuliegen und mit denselben gleichsam in unmittelbarem Zusammenhange zu stehen scheinen. Indess ergibt eine aufmerksamere Untersuchung mancher von diesen Präparaten, dass die Centralfortsätze der Riechzellen den Stützzellen nur anhaften, indem sie an letzteren vorbei ziehen, um weiter in feine Nervenstämmchen überzugehen.

Hier erachte ich es nicht für überflüssig zu bemerken, dass es beim Frosche ziemlich leicht gelingt, an Zupfpräparaten den Uebergang der Centralfortsätze der Riechzellen in die Nervenstämmchen zu gewahren, zumal wenn man die Schleimhaut nach 24stündiger Maceration in Wasser oder in einer Chloralhydratlösung untersucht.

Was die Structur der Faserbündel des Riechnerven anlangt, so bestehen dieselben, wie bekannt, aus marklosen Nervenfasern, indess traf ich unter diesen letzteren auch markhaltige Fasern oder sogar ganze Bündel von Fasern der letztgenannten Art.

Bevor ich die vorliegende Arbeit schliesse, muss ich noch einige Worte über die Structur der Bowman'schen Drüsen sagen, welch letztere bei den Amphibien, ähnlich wie auch bei den höheren Wirbelthieren in der Schleimhaut der Regio olfactoria recht zahlreich vertreten sind.

In meiner Arbeit „Ueber die Drüsen der Regio olfactoria“ [1]) wies ich darauf hin, dass die Bowman'schen Drüsen bei vielen Säugethieren nicht zu den Schleimdrüsen, sondern zu den serösen Drüsen gehören. Bald darauf erschien eine denselben Gegenstand betreffende Arbeit von Paulsen [2]). Der genannte Autor fand bei den von ihm untersuchten Säugethieren, dass sowohl Eiweiss- als auch Schleimzellen als Bestandtheile der Bowmanschen Drüsen auftreten, und schliesslich noch solche Drüsenelemente, welche die Eigenschaften beider vorhergenannten Zellenarten in sich vereinigen. Um den schleimzelligen Charakter der Drüsenzellen zu constatiren, härtete Paulsen die Schleimhaut in Osmiumsäure und fertigte darauf Schnitte an, welch letztere er mit Hämatoxylin färbte, wobei die Schleimzellen eine intensive blaue Färbung annahmen.

Indem ich die Frage über die Structur der genannten Drüsen bei den höheren Wirbelthieren vorläufig unberührt lasse, und die Gelegenheit, ausführlicher darüber zu berichten, mir noch vorbehalte, will ich hier nur der Structur der Bowmanschen Drüsen bei den Amphibien erwähnen.

Die Bowman'schen Drüsen beim Frosche haben die Form von Säckchen oder breiten Röhren, die zum Theil in dem unterliegenden Bindegewebe, zum Theil aber in der Epithelschicht selbst gelegen sind (Taf. VII, Fig. X, c); nicht selten sind die Drüsenröhren fast in ihrer ganzen Länge in dem Epithel eingebettet und nur ein geringer Theil derselben (der Drüsengrund), dringt in das unterliegende Bindegewebe vor. Bei Bufo variegata liegen gewöhnlich sämmtliche Bowman'schen Drüsen in der Epithelschicht und nur sehr wenige von ihnen ragen in das Bindegewebe vor. Eine solche Lage der Drüsen bei dem genannten Thiere erklärt sich am wahrscheinlichsten dadurch, dass die unterliegende Bindegewebsschicht eine sehr geringe Dicke besitzt. Die beschriebenen Drüsen sind bei den Amphibien in beträchtlicher Anzahl vorhanden und liegen in geringer Entfernung von einander.

Was die zelligen Elemente betrifft, welche die Drüsenwand (m. propria) der Bowman'schen Drüsen auskleiden, so besitzen dieselben die Form ziemlich langer Cylinder, welche in einer Reihe liegen und dachziegelförmig einander decken. An Schnitt- sowie

---

1) Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 26. H. 1. 1885.

2) L. c.

an Zupfpräparaten der in Osmiumsäure gehärteten Schleimhaut der Regio olfactoria ist ersichtlich, dass die Substanz der beschriebenen Zellen aus einem feinmaschigen Fadennetze und einer wenig durchscheinenden, von der Osmiumsäure gelblich gefärbten Zwischensubstanz besteht. Die Kerne der Drüsenzellen haben eine geringe Grösse, eine runde Form und liegen dem äusseren (der m. propria zugewandten) Zellende näher, während das innere Ende eine grössere oder geringere Menge runder, stark glänzender, gelblicher Körnchen beherbergt.

Wenn man die Schleimhaut in Osmiumsäure und Alkohol härtet, und darauf nach dem Vorgange von Paulsen mit Hämatoxylin färbt, so ist es leicht ersichtlich, dass die schleimigen Theile der Schleimzellen eine intensive blaue Färbung annehmen, während die Zellen der Bowman'schen Drüsen ganz ungefärbt bleiben, die Zellkerne ausgenommen, welch letztere sich bläulich färben (Fig. X, b). Nicht selten ist das Lumen der Drüsen von einer in ziemlich beträchtlicher Menge vorhandenen Substanz ausgefüllt, welche, ähnlich den Drüsenzellen, von dem Hämatoxylin nicht gefärbt wird, unter dem Einflusse der Osmiumsäure aber eine gelbliche Färbung annimmt. Somit gehören also die Bowman'schen Drüsen des Frosches, auf Grund ihrer Structur und ihres Verhaltens zum Hämatoxylin, zu den serösen Drüsen.

Auf Grund sämmtlicher oben dargelegter Data hinsichtlich der Structur des Geruchsorgans bei Fischen und Amphibien bin ich zu folgenden Ergebnissen gelangt:

1. Als Bestandtheile des Riechepithels treten zweierlei Arten von Zellen auf, nämlich Stützzellen (Epithelien) und Riechzellen (Neuroepithelien), welche sich von einander scharf unterscheiden.

2. Die Stützzellen bei den Ganoiden sind sehr feine membranöse Gebilde, die concav ausgebogen erscheinen, entsprechen der Convexität der ihnen anliegenden Riechzellen. Bei den Knochenfischen und Amphibien gehören die Stützzellen ihrer Structur und ihrem Verhalten zu Farbstoffen nach zu den Schleimzellen, was eine Unterscheidung der genannten Zellen von den Riechzellen stets ermöglicht.

3. Bei den Ganoiden und Amphibien findet man unter den Stützzellen sowohl cilientragende als auch cilienfreie Zellen. Die Stützzellen des Hechtes dagegen entbehren der Cilien.

4. Die Membrana limitans olfactoria von Brunn fehlt bei allen von mir untersuchten Thieren.

5. Unter den Riechzellen (Neuroepithelien) sind dreierlei Arten von Elementen zu unterscheiden: die einen entsprechen ihrer Form nach vollkommen den Riechzellen von M. Schultze, die anderen besitzen die Gestalt von Cylindern (Stäbchen) und die dritten endlich sind dicke zapfen- oder tonnenförmige Gebilde.

6. Die zwei erstgenannten Formen der Riechzellen können unter dem Namen der Riechstäbchen (Cylinder) zusammengefasst werden, die dritte Form aber habe ich Riechzapfen benannt.

7. Die Riechzapfen liegen stets in einer Reihe in der äussersten (peripherischen) Schicht des Epithels der Reg. olfactoria.

8. Bei den Ganoiden und Amphibien sind alle drei Formen der Riechzellen mit Riechhäärchen versehen, bei den Knochenfischen werden die Riechhäärchen durch stäbchenförmige Fortsätze (Stifte) ersetzt.

9. Bei Ganoiden und Knochenfischen dringen die Zweige des N. olfactorius in das Riechepithel, erreichen die äussere Oberfläche der Basalzellen, biegen hier um und verlaufen zwischen den letztgenannten Zellen und der den Stützzellen angehörigen Kernreihe. Während dieses Verlaufes treten allmählich aus den Nervenzweigen feine Primitivfibrillen aus, die direct in die Centralfortsätze der Riechzellen übergehen.

10. Bei den Amphibien treten die Zweige des Riechnerven in die Epithelschicht und in der Tiefe derselben, in mehr oder weniger beträchtlicher Entfernung von dem unterliegenden Bindegewebe zerfallen die genannten Nervenzweige in Primitivfibrillen; letztere stehen mit den Centralfortsätzen der Riechzellen in unmittelbarem Zusammenhange.

11. Ein subepithelialer Nervenplexus im Sinne Exner's, v. Brunn's und anderer Autoren existirt bei keinem der von mir untersuchten Thiere.

12. Die Bowman'schen Drüsen der Amphibien gehören ihrer Structur und ihrem Verhalten zum Hämatoxylin nach zu den serösen Drüsen.

Zum Schlusse muss ich noch hinzufügen, dass ich meine Untersuchungen über das Geruchsorgan auf die übrigen Klassen der Wirbelthiere (Reptilien, Vögel und Säugethiere) auszudehnen beabsichtige.

Als meine Arbeit beendigt und bereits druckfertig war, erschien die Untersuchung von Kaufmann[1]) über die Structur der Regio olfactoria beim Frosche. Kaufmann gelangte auf Grund seiner Beobachtungen, gleich Exner, zu dem Resultate, dass die Epithel-(Stütz-)zellen, ebenso wie die Riechzellen, zu den Neuroepithelien gehören.

Die Epithelzellen hält Kaufmann für die wesentlichen Bestandtheile des Epithels der Regio olfactoria, während die Riechzellen, seiner Meinung nach, nur als eine gewisse Modification der ersteren erscheinen. An Zupfpräparaten der Schleimhaut der Regio olfactoria, nach Behandlung derselben mit einer 1⁰/₀igen Chlornatronlösung oder mit Osmiumsäure, gleichwie an Schnitten fand Kaufmann, dass aus den äusseren Enden der Epithelzellen eine körnige Masse hervortritt. Ohne die Natur der genannten körnigen Masse erörtert zu haben, kommt Kaufmann zu der Ueberzeugung, dass ein Theil der Zellsubstanz aus den Epithelzellen heraustreten könne und dass letztere in Folge davon ihre Form verändern und schliesslich die Gestalt der Riechzellen annehmen können. Seine Beobachtungen und Voraussetzungen sucht der genannte Autor noch durch einige embryologische, die Entwicklung des Riechorgans betreffende Data zu stützen.

Aus meinen Untersuchungen aber ist ersichtlich, dass die aus den Epithelzellen austretende Masse nichts anderes als Schleim ist, und dass die Zellen selbst nicht zu den wesentlichen nervösen Bestandtheilen der Regio olfactoria, wie es Kaufmann will, sondern zu den Schleimzellen gehören.

---

1) Ueber die Bedeutung der Riech- und Epithelzellen der Reg. olfactoria. Mediz. Jahrbüch. H. II. 1886. Wien. pg. 79—96.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V—VII.

Der grösste Theil der Zeichnungen ist mittelst der camera lucida nach Präparaten angefertigt, die mit Osmiumsäure bearbeitet und in Wasser macerirt waren.

Ganoiden (Tafel V.)

Fig. I. Riechgrube des Störs. a) Primäre Falten; b) secundäre Falten; c) Basalplatte der Riechgrube; d) der äussere Rand und e) der obere Rand der primären Falten. — Loupenvergrösserung.

Fig. II. Querschnitt einer primären Falte der Riechgrube vom Sterlet. a) Bindegewebe; b) secundäre Falten; c) tertiäre Falten; d) oberer Rand einer primären Falte mit geschichtetem Epithel bedeckt, das von Becherzellen durchsetzt ist; e) Rand secundärer Falten von Flimmerepithel bedeckt; f) Basis einer primären Falte; g) Riechepithel; h) Riechnerv. Das Präparat in Sublimat und Alkohol gehärtet und mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Syst. 4, Reichert.

Fig. III. 1, 2, 3, Flimmerzellen, die den Rand und die Seitenflächen der secundären Falten bedecken (Sterlet). a) Wanderzellen, von denen eine zwischen den Epithelzellen liegt und die andere in einer Epithelzelle. Hartn. 9.

Fig. IV. 1) Gruppe flacher Zellen, die unmittelbar unter den Flimmerzellen liegen; 2) isolirte Zelle (Stör). Hartn. 9.

Fig. V. 1, 2, Stützzellen mit Cilien (a) und Riechzellen M. Schultze's (b) (Stör). Hartn. 9.

Fig. VI. 1, 2, 3, 4 . . . 7) Stützzellen ohne Cilien (a) und Riechzellen M. Schultze's (b) (Stör und Sterlet). Hartn. 9.

Fig. VII. 1) Eine einem Riechzapfen anliegende Stützzelle von der Fläche betrachtet (Stör). 2) Zwei ähnliche aneinanderliegende Zellen (Sterlet). 3) Eine ähnliche Zelle im Profil (Stör). Hartn. 9.

Fig. VIII. 1, 2) Riechzellen M. Schultze's; 3) Riechzelle M. Schultze's (b) und Stützzellen (a). 4) Riechzelle M. Schultze's mit 2 Kernen (Stör und Sterlet). Hartn. 9.

Fig. IX. Epithelstratum der Riechgrube vom Stör. a) Stützzellen mit und ohne Cilien (a'); b) Riechzellen M. Schultze's; c) Basalzellen. Hartn. 9.

Fig. X. Epithelstratum der Riechgrube vom Stör. a) Stützzelle ohne Cilien und eine von ihr abgehobene Riechzelle M. Schultze's (b). — c) Basalzelle. Hartn. 9.

Fig. XI. Epithelstratum der Riechgrube vom Stör. a) Stützzellen ohne Cilien; b) Riechzellen M. Schultze's; c) Riechcylinder (Stäbchen); d) Basalzelle. Hartn. 9.

Fig. XII. 1, 2) Riechcylinder (-stäbchen) des Störs mit einliegenden hellen Gebilden. 4) Riechcylinder des Störs, aus deren freiem Ende ein Eiweisstropfen austritt. Hartn. 9, cam. lucida. 3) Riechcylinder des Sterlet (b) mit anliegender Stützzelle ohne Cilien (a); an dem freien Ende des Riechcylinders sieht man einen Eiweisstropfen. Reichert, 8 a.

Fig. XIII. Epithel der Riechgrube vom Stör. b) Riechzapfen, der von den ihn umgebenden Stützzellen (a) isolirt ist. Hartn. 9.

Fig. XIV. 1, 2, 3, 4 . . . . . 8) Riechzapfen des Störs und Sterlets. 2) Riechzapfen (b) mit einer Stützzelle (a). 3, 4, 5, 7) Riechzapfen (b) von zwei Stützzellen (a) umgeben. 3) u. 7) bezieht sich auf den Stör, 4) u. 5) auf den Sterlet. 6) Riechzapfen des Sterlet (b) zum Theil isolirt von den umgebenden Stützzellen (a). — 8) Riechzapfen des Störs mit einliegenden dunkelen Tropfen (Osmium und Grenacher's Carmin). In allen Zapfen sind die hellen Gebilde zu sehen. Hartn. 9.

Fig. XV. 1) Riechzapfen des Störs (b) zum Theil isolirt von der ihm anliegenden Stützzelle (a). 2) Riechzapfen (b) des Sterlets isolirt von den ihn umgebenden Stützzellen (a); der äussere Theil einer Stützzelle ist abgerissen. 3) Riechzapfen (b) des Sterlet mit anliegender Stützzelle (a). — 4) Isolirter Riechzapfen des Sterlet. Immers. Syst. 11, Hartn.

Fig. XVI. 1) Basalzelle (a) in Verbindung mit der Schleimhaut der regio olfactoria des Störs. 2) Drei Basalzellen des Störs, die flach liegen und sich mit ihren Fortsätzen verflechten. — Hartn. 9.

Fig. XVII. 1) Längsschnitt einer primären Falte aus der Riechgrube des Störs. a) Secundäre Falten; b) Riechknospen; c) Stämmchen des n. olfactor., das feine Zweige (c') abgibt, die an die Basis der Riechknospen herantreten. Hartn. 4. — 2) Riechknospe, die in der Zeichnung 1 mit dem Buchstaben b' bezeichnet ist, abgebildet bei 8 a Reichert; c') Nervenzweig, der an die Basis einer Riechknospe herantritt und in eine Anzahl feinerer Zweige zerfällt, die in das Epithel eindringen; die Basis der Riechknospe ist der bindegewebigen Unterlage etwas entrückt. Chlorgold ($^1/_2$ %).

Fig. XVIII. 1, 2) Epithelfetzen aus der regio olfactoria des Sterlet. a) Epithelzellen; b) Basalzellen; c) Nervenbündel, die zwischen den Basalzellen und den Kernen der Stützzellen verlaufen. 3) Stützzellen des Sterlet (a), an deren Fussenden Nervenfibrillen verlaufen (b). Hartn. 9.

Hecht (Tafel VI).

Fig. I. Querschnitt der Schleimhaut aus der Riechgrube. a) Flimmerepithel; b) Riechknospen; c) Zweige des n. olfact.; d) Unterliegendes Bindegewebe. Osmium (1 %) u. Alkohol. Syst. 4 Reichert.

Fig. II. 1, 2) Stützzellen; 3, 4) Stützzellen (a) und Riechzellen M. Schultze's (b). Hartn. 9.

Fig. III. Epithelfetzen aus der regio olfactoria. a) Füsse der Stützzellen mit conischen Verbreiterungen; (b) Riechzellen M. Schultze's. Hartnack 9.

Fig. IV. 1, 2, 3) Isolirte Riechzellen M. Schultze's. Hartn. 9.

Fig. V. 1, 2, 3, 4, 5) Riechstäbchen. Bei 1 sieht man einen Eiweisstropfen aus der Zelle austreten. Hartn. 9.

Fig. VI. Epithelstratum der reg. olfactoria. a) Stützzellen; b) Riechzellen M. Schultze's; c) Riechzapfen. 2) Epithelium der regio olfactoria. Zwei Riechzapfen (b) mit den sie umgebenden Stützzellen (a). 3, 4, 5) Riechzapfen (b) in Verbindung mit den äusseren Enden der benachbarten Stützzellen (a) und Riechzellen (c). Hartn. 9.

Fig. VII. 1, 2, 3) Isolirte Riechzapfen. Hartn. 9.

Fig. VIII. Basalzellen (a) nebst Fusstheilen von Stützzellen (b). Hartn. 9.

Fig. IX. Querschnitt aus der Riechgrube (Schleimhaut). a) Riechknospe etwas abgerückt von dem unterliegenden Bindegewebe. b) Nervenbündel an die Basis einer Riechknospe herantretend und sich in eine Anzahl zarter Fäden spaltend, die in das Epithel eintreten. Chlorgold ($^1/_2{}^0/_0$). Hartn. 5.

Fig. X. Epithel der reg. olfactoria. a) Stützzellen; b) Riechzellen M. Schultze's; c) Basalzellen; d) Intraepitheliales Nervenbündel zwischen den Basalzellen und den Kernen der Stützzellen gelegen. Hartn. 9.

Fig. XI. Epithel der reg. olfact. Von dem intraepithelialen Nervenbündel (a) zweigt sich eine Primitivfibrille ab, die in den centralen Fortsatz einer Riechzelle (b) übergeht. Hartn. 9.

Fig. XII. Riechepithel. a) Intraepitheliales Nervenbündel, das sich in mehrere Primitivfibrillen auffasert, von denen mehrere direct in die centralen Fortsätze der Riechzellen (b) übergehen. (Der äussere (periphere) Theil des Epithels ist nicht gezeichnet.) Hartn. 9.

Fig. XIII. Intraepitheliales Nervenbündel (a) isolirt in Verbindung mit dem centralen Fortsatze einer Riechzelle. Hartn. 9.

Frosch (Tafel VII).

Fig. I. 1, 2, 3 . . . .) Stützzellen mit peripherem (a) und centralem (b) Theile. 1) Stützzelle mit Cilien; c) schleimiger Theil des peripheren Zellfortsatzes; d) abgerissene periphere Fortsätze der Riechzellen, deren äussere Enden dem abgetrennten Grenzsaume einer benachbarten Stützzelle adhaeriren. 2) Becherförmige Zelle; 3) becherförmige Zelle mit Stoma aus dem peripheren Theile der regio olfactoria. Reichert 8 a. 4, 5) Becherzellen mit Schleimpfröpfen. Hartn. 9. 5) Cylindrische Stützzelle mit wurstförmigem Schleimpropfe, der von Cilien umringt ist. Hartn. Immers 11. — 6) Stützzelle (a) deren peripherer Abschnitt Eindrücke zeigt, die von der anliegenden Riechzelle (b) hervorgerufen werden. Hartn. Immers. 11. — 7) Collabirte Stützzelle (a) isolirt in Verbindung mit einer

Riechzelle M. Schultze's (b) und dem peripheren Fortsatze der Riechzelle c. Reichert 8 a. 8) Stützzelle mit zwei Kernen. Hartn. 9.

Fig. II 1, 2) Riechzellen M. Schultze's, bei 2 mit Riechhärchen. 3) Stützzelle (a) mit verbreitertem schleimigem Ende (b), isolirt mit einer Riechzelle M. Schultze's (c), deren centraler Fortsatz in ein Nervenbündel übergeht. Hartn. 9.

Fig. III. 1, 2 3 . . . 6) Cylinderförmige Riechstäbchen. 1, 2) Vollkommen isolirte Riechstäbchen. 3) Stützzelle (a) mit etwas collabirtem schleimigem äusseren Fortsatze (b) und anliegendem Riechstäbchen (c). 4, 6) Zwei Stützzellen (a) mit einem dazwischen liegenden Riechstäbchen (b). 5) Stützzelle (a) der eine M. Schultze'sche Riechzelle (b) und ein Riechstäbchen (c) anliegen. Fig. 1 ist bei Immersion 11, die übrigen Figuren sind bei Hartn. 9 gezeichnet.

Fig. IV. 1, 2, 3) Isolirte Riechzapfen; an einem Zapfen (2) hängt ein Eiweisstropfen. Hartn. 9.

Fig. V. 1) Stützzelle (a) mit einem ihr anliegenden Riechzapfen (b) und einem abgerissenen peripheren Ende einer M. Schultze'schen Riechzelle (c). 2) Stützzelle (a) von einem Riechzapfen (b) deprimirt. 3) Riechzapfen (b) mit dem peripheren Fortsatze einer Stützzelle (a) isolirt. 4, 5, 6) Stützzelle (a) mit anliegendem Riechzapfen (b); bei 4 erscheint das schleimige Ende (c) der Stützzelle napfförmig erweitert. 6) Etwas collabirte Stützzelle (a) mit anliegendem Riechzapfen (b). 7, 8) Eine Reihe peripherer Fortsätze von Stützzellen (a) mit dazwischen liegenden Riechzapfen (b); die peripheren Fortsätze der Stützzellen sind etwas verbreitert (c). Hartn. 9.

Fig. VI. Basalzelle. Hartn. 9.

Fig. VII. Querschnitt der Schleimhaut aus der regio olfactoria. Das Epithel von der bindegewebigen Unterlage abgelöst. a) Nervenbündel aus dem Bindegewebe hervorragend; b) Blutgefässe; c) einige Basalzellen. Chlorgold ($^1/_2$ %). Reichert 8 a.

Fig. VIII. Querschnitt der Schleimhaut aus der regio olfactoria. a) Epithelstratum nur zum Theil dargestellt, um die Zeichnung nicht zu gross werden zu lassen. b) Nervenbündel, die in das Riechepithel ausstrahlen und in Primitivfibrillen zerfallen. Chlorgold ($^1/_2$ %). Reichert 8 a.

Fig. IX. 1) Riechzelle, deren centraler Fortsatz in Verbindung mit einem feinen Bündel des n. olfactor. isolirt ist; von dem Nervenbündel zweigt sich noch ein kurzer varicöser Faden ab. Hartn. 9. 2) Dieselbe Zelle bei Hartn. Immers.-Syst. 11 gezeichnet. 3) Riechzelle, deren centraler Fortsatz mit einem Bündel des n. olfact. verbunden ist. Von dem Bündel zweigt sich noch ein abgerissener varicöser Faden ab. Hartn. 9. 4) Dieselbe Zelle bei Hartn. Immersion Nr. 11.

Fig. X. Querschnitt der Schleimhaut aus der regio olfactoria, in Osmium und Alkohol gehärtet und in Haematoxylin gefärbt. a) Epithel; b) schleimiger Abschnitt der Stützzellen mit austretenden Schleimpröpfen; c) Bowmann'sche Drüsen; d) Nervenbündel im Querschnitt. Im Präparate waren auch die Zellkerne gefärbt, in der Zeichnung sind sie ungefärbt, um die Zeichnung nicht zu compliciren. Hartn. S. 4.

(Aus dem medic.-physikal. Institut der Universität Königsberg i/Pr.)

Ueber Fettresorption und Darmepithel.

Von

A. Gruenhagen.

Hierzu Tafel VIII.

Das Bestreben, den Lymphzellen der Darmwandungen die bedeutsamste Rolle bei den Resorptionsvorgängen in der Darmhöhle zu übertragen, hat zu der Verirrung geführt, dem mit Basalsaum versehenen Cylinderepithel der Darmoberfläche, den Saumzellen, wie wir sie kurz nennen wollen, die ihnen so wiederholt von den besten Beobachtern zugeschriebene Funktion, das Nahrungsfett des Chymus in sich aufzunehmen und in die Saftbahnen der Schleimhaut zu befördern, abzusprechen. Zawarykin [1]), dessen Angaben bereits eine mindestens theilweise Bestätigung erhalten haben und dem gar noch von einigen Seiten die Priorität seiner Entdeckungen streitig gemacht worden ist, glaubt bei Hunden und Fröschen sich überzeugt zu haben, dass nicht den Saumzellen, sondern den zwischen lezteren vertheilten lymphoiden Wander-

1) Zawarykin, Pflüger's Arch. 1883. Bd. XXXI, p. 231; 1885. Bd. XXXV, p. 145.

zellen die Aufgabe zugefallen sei, das fein emulsionirte Fett des Chymusbreis sich einzuverleiben. Die Wanderzellen sollen nach seinem Dafürhalten aus dem Bindegewebe der Darmwandungen zwischen den Saumzellen hindurch zur freien Darmoberfläche emporkriechen, dort vermöge ihrer contractilen Fortsätze die feinen Fetttröpfchen des Darminhalts an sich reissen und dann beladen mit denselben dorthin zurückkriechen, woher sie gekommen sind.

Eigene Erfahrungen, welche auf eingehende Untersuchungen und eine grosse Zahl mikroskopischer Präparate fussen, standen dieser neuen Lehre widerspruchsvoll entgegen, und sie waren es, welche mich veranlassten auch in der neuesten Ausgabe meines Lehrbuchs der Physiologie [1]) für die von Alters her den Saumzellen eingeräumte Bedeutung als Resorbenten des Fetts einzutreten. Was ich als eine noch offene Frage zu behandeln geneigt war, bezog sich lediglich auf die Möglichkeit, dass die lymphoiden Wanderzellen vielleicht neben den Saumzellen gleichfalls an der Fettresorption im Sinne Zawarykin's betheiligt wären; hierüber konnten aber nur neue Versuche Entscheidung bringen.

Solche Versuche sind unter meiner Leitung seit Ostern 1886 von einem meiner Schüler an Fröschen und Mäusen, als Repräsentanten einer kaltblütigen und einer warmblütigen Thierart, angestellt worden und werden von ihm bei einer andern Gelegenheit ausführlich mitgetheilt werden. An dieser Stelle gedenke ich nur über das Wesentliche aus seinen Untersuchungen in kurzer Zusammenfassung zu berichten.

Um dem Darm den erforderlichen fettigen Inhalt zu beschaffen, genügt es bei Fröschen, eine kleine Quantität Olivenöl oder Milch vom Munde aus einzufüllen, bei Mäusen denselben Speck zu beliebigem Genusse vorzuwerfen. Die so vorbereiteten Thiere sind dann nach Ablauf verschieden langer Zeiträume vom Beginn der Fütterung gerechnet am besten durch Decapitiren zu tödten und ihre Därme nach folgendem Verfahren zu behandeln. Nachdem man dieselben ihrer ganzen Länge nach aus der Leibeshöhle herausgewickelt und aufgeschlitzt hat, bringt man das so zugerichtete Präparat in eine nicht zu kleine Menge Flemming'scher Flüssigkeit (mindestens 15 ccm auf je einen ganzen Frosch- oder Mausdarm) und lässt es darin 4 höchstens 5 Stunden verweilen. Hierauf folgt

1) Gruenhagen, Lehrb. d. Physiol. 1884/86. Bd. I. p. 252, 264.

eine sorgfältige Auswässerung der Präparate und eine 24 Stunden währende Nachhärtung in Alcohol absolut. Weiterhin wurden kleine Stücke der gehärteten Därme nach bekannten Methoden mit Paraffin durchtränkt und nach Einschmelzung in einen grösseren Paraffinblock mittels eines Jung'schen Mikrotoms in feinste Schnitte zerlegt. Letztere kamen nacheinander in Chloroform zur Entfernung des ihnen anhaftenden Paraffins, in Alcohol absol. zur Verdrängung des Chloroforms und aus dem Alkohol in eine verdünnte wässrige Lösung von Dahliablau zur Tinction. In der Färbeflüssigkeit verblieben die Schnitte mindestens 24 Stunden, worauf sie zur Entwässerung und zur Beseitigung des überschüssigen Farbstoffs wieder in Alcohol absol. übergeführt, zur Aufhellung in ein mit Chloroform (nicht mit Nelkenöl) gefülltes Schälchen eingelegt und endlich in einem Tropfen einer chloroformigen Canadabalsamlösung durch sanftes Aufdrücken eines Deckgläschens auf dem Objektträger dauernd fixirt wurden.

Das allgemeine Ergebniss, welches auf dem beschriebenen histologischen Wege erzielt wurde, und für dessen Beständigkeit eine grosse Zahl von Präparaten Zeugniss ablegt, war, dass nur die Saumzellen mit der Resorption des Nährfettes betraut sind, die lymphoiden Wanderzellen dagegen, mögen sie innerhalb oder ausserhalb des Epithelüberzugs angetroffen werden, zu keiner Zeit und in keiner Form selbstthätig in diesen Vorgang eingreifen.

Von Einzelheiten, welche bei der mikroskopischen Besichtigung der Schnitte auffielen und direkt oder indirekt den eben ausgesprochenen Lehrsatz stützen, seien besonders folgende hervorgehoben.

Da das Flemming'sche Gemisch Ueberosmiumsäure enthält, von welcher das Fett bekanntlich schwarz gefärbt wird, so ist es an und für sich nicht wunderbar, dass diejenigen Darmregionen, in welchen Fettresorption stattgefunden hat, je nach dem Grade ihres Fettgehalts schon dem blossen Auge mehr oder minder tief geschwärzt erscheinen. Man würde eben nur aus der Gleichmässigkeit der Färbung den Schluss zu ziehen haben, dass die Gewebselemente, welche das Fett beherbergen, sehr zahlreich und sehr dicht aneinander gereiht sein müssten, dass also von Zawarykin's Standpunkt aus eine äusserst hochgradige Durchsäung mit lymphoiden Wanderzellen zum wenigsten dem in Absorption begriffenen Darme zukäme, und zwar nicht allein seines Binde-

gewebes, sondern auch seiner inneren Epithelbekleidung, da Bruchstücke der letzteren auch nach Isolirung von ihrer Grundlage nichts von ihrer gleichmässig schwarzen Färbung einbüssen. Die grosse Unwahrscheinlichkeit eines in so ausserordentlichen Maassverhältnissen sich bekundenden Wandertriebes lymphoider Zellen innerhalb einer gesunden Darmschleimhaut leuchtet von selbst ein, und das mikroskopische Bild aller von uns angefertigten und durchgesehenen Schnittpräparate, welches stets nur eine sehr sparsame Vertretung jener Elemente in den intraepithelialen Spalten zur Wahrnehmung brachte, widerspricht auch thatsächlich dem Bestehen eines solchen auf das Entschiedenste. Sowohl beim Frosche als auch bei der Maus und ebenso ferner bei der Katze, deren Darm wir zur Vergleichung heranzogen, finden sich zwar regelmässig zwischen den Füssen der Saumzellen und zwischen den Körpern derselben lymphoide Zellen (vgl. w w w Fig. 1, 2, 3, 8) eingeklemmt, immer jedoch ist ihre Zahl so klein, dass selbst dann, wenn diese Zellen sämmtlich mit schwarz gefärbtem Fett vollgestopft wären, hierdurch niemals jene vorhin erwähnte gleichmässige Schwärzung des epithelialen Darmüberzugs durch dieselben bewirkt werden könnte. Die Fettträger sind denn auch in Wahrheit gar nicht die intraepithelialen Wanderzellen, sondern die in dichten Reihen nebeneinander aufgepflanzten Saumzellen. Erstere sind vielmehr unter allen Umständen, sogar bei reichlichster Füllung der letzteren, völlig fettfrei. Die auf Taf. VIII einzusehenden Abbildungen zeigen uns Fig. 1, 3 und 5 die mit Fett imprägnirten Saumzellen im Profilbilde, Fig. 2 und 4 die nämlichen Elemente im Flachschnitte, von oben her gesehen. Fig. 1 und 2 sind Präparaten eines Froschdarmes, Fig. 3, 4 und 5 solchen eines Mausdarmes entnommen, bei jenen erscheint das Fett in zierlichen kleinen Tröpfchen dem Protoplasma der Saumzellen eingelagert, bei diesen in grossen, theils kugligen, theils strahligen Klumpen. Dagegen lässt die Umgebung der durch ihre kleinen eckigen Kerne gekennzeichneten Wanderzellen (w w w Fig. 1, 2, 3) von eingesprengten Fettkörnchen keine Spur erkennen.

Besonders bemerkenswerth und für eine zukünftige physikalisch-chemische Deutung des Resorptionsvorgangs selbst nicht belanglos ist das Aussehen des Mausepithels. Die Zellen desselben erscheinen deutlich blasig aufgequollen, man sieht, dass ihr Protoplasma netzförmig ausgespannt ist, und dass die im Zellleibe enthaltenen Fettmassen die Maschen dieses Protoplasmanetzes erfüllten (vgl. nament-

lich Fig. 5 a), da also liegen, wo für gewöhnlich dem flüssigen Zellsafte, dem Paraplasma, sein Platz angewiesen ist. Es liesse sich hieran die Vermuthung knüpfen, dass bei der Fettaufnahme das Protoplasma direkt gar nicht betheiligt wäre, sondern dass dieselbe vielleicht ausschliesslich auf einem zwischen Paraplasma und Darminhalt sich abspielenden Diffusionsvorgange [1]) beruhe, bei welchem zunächst nur die Constituenten des im Darmsafte zerspaltenen Neutralfettes jede für sich in das Zellinnere gelangten, um daselbst nachträglich durch chemische Einwirkungen von Seiten des Protoplasmas wieder zu Neutralfett vereinigt zu werden.

Gestatten die bisher mitgetheilten Erfahrungen, den intraepithelialen Wanderzellen alle und jede Mitwirkung bei der Fettaufnahme aus dem Chymus abzusprechen, so führt eine Reihe andrer Beobachtungen unabweislich zu dem ferneren Schlusse, dass auch die extraepithelialen Wanderzellen des Zottenstromas und überhaupt des gesammten Darmbindegewebes nichts mit dem uns hier beschäftigenden Resorptionsprocesse zu schaffen haben. Uebereinstimmend mit den Angaben der älteren Mikroskopiker lehren die mir vorliegenden Präparate des Mausdarmes ebenfalls, dass das Fett in Form eines feinen Maschennetzes sich unterhalb der Füsschen der Saumzellen und im Zellengerüste (vgl. d. Abbildung des Zottenquerschnitts, Fig. 5) ausbreitet, mit feinkörniger Masse häufig noch das centrale Chylusgefäss längsdurchschnittener Zotten erfüllt und von hier auf Bahnen, welche ihrer ganzen Anlage nach mit dem durch Einstich zu injicirenden Lymphkanalsystem der Lieberkühn'schen Drüsen und des plexus lymphaticus submucosus zusammenfallen, zu den abtretenden Lymphgefässen des Mesenteriums gelangt. Auf der Skizze Fig. 6 sind die Fettstrassen an den Fundi der Lieberkühn'schen Drüsen wiedergegeben. Fettfrei zeigen sich dagegen allerorts die ihren Blutkörperinhalt zum Theil noch bewahrenden Blutgefässe (k Fig. 5, g Fig. 6), und, was für die hier vertheidigte Anschauung über die Beschaffenheit der das Fett aufnehmenden Organe noch erheblichere Bedeutung besitzt, nirgend begegnet man demselben an farblose Lymphzellen gebunden, sondern stets im emulsionirten Zustande als solches dem Saftstrome beigemengt.

Wir müssen demnach die von Zawarykin wiederholt verkündete Lehre von der Fettresorption durch lymphoide Wanderzellen der Darmwandungen auf das Nachdrücklichste bestreiten.

1) Vgl. Will, Pflüger's Arch. 1879. Bd. XX, p. 255.

Schliesslich noch einige kurze Mittheilungen von mehr morphologischer Bedeutung.

1. Schon oft ist den Saumzellen der Darmschleimhaut ein lang und fein auslaufendes Fussende zugeschrieben, ja sogar ein organischer Zusammenhang desselben mit den Bindegewebszellen der Darmmucosa behauptet worden. Wir finden, dass das konisch zugespitzte Fussende der Saumepithelien eine kleine platte Sohle bildet (s. Fig. 8), von deren unterer Fläche, wie günstig gelegene Schnitte wahrnehmen lassen, zarte protoplasmatische Fortsätze ausstrahlen [1]) (Fig. 3, 7, 8, 9). Letztere können bisweilen bis zu den Wandungen der Blutkapillaren (k, Fig. 7) verfolgt werden, erscheinen unter sich, sowie mit denjenigen der Nachbarzellen, netzförmig verbunden und enthalten in ihrem Maschenwerk hin und wieder lymphoide Zellen (Fig. 7 w).

2. Karyokinetische Zelltheilungen kommen zwar nicht häufig, aber doch auch nicht gerade selten im Gebiete des Cylinderepithels vor. Zu ihrem Nachweise bildet die Schleimhaut des Froschdarms ein ganz vorzügliches Objekt. Die Theilungsebene der Kernspindel liegt in der Regel senkrecht zur Oberfläche der Schleimhaut; die in Theilung begriffene Zelle hat ein blasig aufgetriebenes Aussehen und scheint mit ihrem Fussende nicht bis zur bindegewebigen Unterlage herabzureichen. Die Kernspindel nimmt fast ausnahmslos einen weit über das Niveau der in Ruhe befindlichen Kerne der Nachbarzellen erhobenen Platz ein.

An Isolationspräparaten des Darmepithels begegnet man mitunter Saumzellen mit zwei übereinander gelagerten, völlig ausgebildeten Kernen, ohne dass der Zellkörper zwischen ihnen eine Theilungslinie erkennen liesse [2]).

Viel häufiger als im Epithel der Darmoberfläche trifft man die Bilder der Karyokinese im Epithel der Lieberkühn'schen Drüsen (Maus, Katze) und im Bereiche der lymphoiden Zellen der Darmfollikel (Katze).

3. Die Darmmucosa des Frosches enthält Zellanhäufungen, welche wohl den solitären Darmfollikel der höhern Wirbelthiere homolog erachtet werden dürften.

---

1) Vgl. Gruenhagen, Lehrb. d. Physiol. 7. Aufl. 1884/86. Bd. I. p. 252. Fig. 21 f, g.

2) Vgl. Gruenhagen, Lehrb. d. Physiol. 7. Aufl. 1884/86. Bd. I. p. 252. Fig. 21 c.

4. An den Zellen junger, vier Wochen alter Kätzchen lässt sich ein schnelleres Wachsthum des Epithelmantels gegenüber demjenigen des bindegewebigen Kerns konstatiren. Das Epithel ragt als geschlossener Hohlkegel weit über den Gipfel der Bindegewebspapille empor (Fig. 9) und ist von letzterer durch einen mit feinkörnigem, amorphem, jedoch auch lymphoide Zellen einschliessenden Niederschlage theilweise angefüllten Raum geschieden. Die Zellbestandtheile des epithelialen Hohlkegels sind so enge aneinander gepresst, dass sie sich optisch kaum voneinander abgrenzen lassen, und führen ein trüberes Protoplasma als die auf der Bindegewebspapille aufsitzenden Epithelien.

An den Fussenden der Hohlkegelepithelien erkennt man ebenfalls ohne Schwierigkeit zarte Protoplasmafortsätze, welche im vorliegenden Falle in das Gerinnsel der Hohlkegelhöhle hereinragen (Fig. 9).

5. Grosses Interesse beansprucht das Verhalten des Epithelüberzugs auf dem gewölbten Gipfel der Zotten. Sowohl bei jungen Katzen als auch bei ausgewachsenen Mäusen, andere Thierarten wurden bisher nicht daraufhin geprüft, findet man daselbst eine grubenartige Einsenkung des Epithelüberzugs (e e Fig. 9), in welcher es leicht zu einem Auseinanderweichen der Zellreihen (vgl. den Längsschnitt durch den Zottengipfel e Fig. 7) kommt. Es sieht so aus, als ob hier eine präformirte Oeffnung, ein Stoma oder ein Porus, angebracht wäre, durch welche das Saftnetz der bindegewebigen Zottenpapille direkt ohne Vermittelung des Zottenepithels mit dem Darmchymus in Verkehr treten könnte.

6. Die Zahl der zwischen den Saumzellen zerstreuten Becherzellen (b b Fig. 1, 2, 7, 9) schwankt je nach der Thierart in weiten Grenzen. Sehr reichlich entwickelt findet man dieselben bei Frosch und Katze (Fig. 1, 2 vom Frosch, Fig. 9 von der Katze), sehr spärlich bei der Maus (b Fig. 7). Die Kerne der Becherzellen liegen regelmässig in einem tieferen Niveau als diejenigen der Saumzellen (vgl. Fig. 1, 7) und färben sich unter sonst gleichen Verhältnissen tiefer wie diese, sind also chromatinreicher. Nie betheiligen sich die Becherzellen an der Fettresorption, auf Flachschnitten des Epithels treten sie zwischen den mit Fetttröpfchen erfüllten polygonalen Querschnittsflächen der Saumzellen als farblose helle Flecken von rundlichem Umriss hervor (Fig. 2, b b Frosch).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VIII[1]).

Fig. 1. Profilansicht der in Fettresorption begriffenen Darmepithelien des Frosches. b b b die Becherzellen. w w w Wanderzellen.

Fig. 2. Flachschnitt der in Fettresorption begriffenen Darmepithelien vom Frosch. b b b Becherzellen. w Wanderzelle.

Fig. 3. Profilansicht der in Fettresorption begriffenen Darmepithelien der Maus mit Protoplasmafortsätzen der Fussenden. w w Wanderzellen.

Fig. 4. Flachschnitt der in Fettresorption begriffenen Darmepithelien der Maus. Strahlige Verteilung der Fettkugeln im Protoplasma.

Fig. 5. Querschnitt einer Darmzotte von der Maus. Fett im Epithel und im Zottenstroma. Bei k mit Blutkörpern erfülltes Gefäss im Querschnitt frei von Fett. Bei a eine Fettkugel, umgeben von dem Reticulum des Zellprotoplasmas.

Fig. 6. Skizze eines Darmquerschnitts von der Maus. Ablagerung des Fettes am Umfange der Fundi der Lieberkühn'schen Drüsen (l l l). g Durchschnitt eines fettfreien mit Blutkörperchen erfüllten Blutgefässes.

Fig. 7. Längsschnitt durch eine Zottenspitze von der Maus. c Zottenporus Protoplasmafortsätze der Epithelien, welche bis zu einem längsdurchschnittenen Kapillargefäss k heranreichen. b Becherzelle. w w Lymphoide Wanderzellen zwischen den Protoplasmafortsätzen der Epithelien.

Fig. 8. Profilansicht vom Darmepithel des Frosches mit feinen Protoplasmafortsätzen der Fussenden. w w Wanderzellen.

Fig. 9. Darmzotten einer 4 Wochen alten Katze. Der Bindegewebskern der Zotten ist weit überragt von dem Hohlkegel des Epithelsüberzugs. e e Zottenporus. b b Becherzellen. w w w Wanderzellen.

---

1) Die Abbildungen sind sämmtlich von H. Braune angefertigt.

Ueber einzellige Drüsen (Becherzellen) im Blasenepithele der Amphibien.

Von

Dr. **Joseph Heinrich List** in Graz.

Hierzu Tafel IX.

Die Auffindung einzelliger Drüsen (Becherzellen) im Blasenepithele des Frosches legte die Vermuthung nahe, dass sich auch bei anderen Amphibien dergleichen Gebilde vorfinden dürften. Die sofort vorgenommene Untersuchung war insoweit auch von Erfolg gekrönt, als es mir in der That gelang, bei einer Reihe von Amphibien Becherzellen im Blasenepithele aufzufinden. Dieser Befund bewog mich, das Blasen- bezw. Cloakenepithel einer Reihe von Vertretern sämmtlicher Wirbelthiere zu bearbeiten. Ich hoffte, diese ausgedehnten Untersuchungen zum Abschlusse bringen zu können, allein Arbeiten auf einem andern Gebiete hinderten mich an der Vollendung meines Unternehmens. Was ich nachfolgend gebe, ist ein kleiner Bruchtheil mühevoller Arbeit. Trotzdem Schiefferdecker's ausführliche Untersuchung bereits erschienen, wage ich dennoch, dies Gebiet zu betreten, erstens, weil ich manche meiner früheren Angaben nach erneuter Controle zu berichtigen wünsche, und zweitens, weil ich einige Differenzen zwischen Schiefferdecker's und meiner Arbeit aufklären möchte.

Von Amphibien waren mir zugänglich von Urodelen Salamandra maculosa und Triton cristatus; von Batrachiern und zwar Oxydactylia Rana esculenta, R. temporaria, Bufo vulgaris, B. variabilis, Bombinator igneus; von Discodactylia Hyla viridis.

Im Blasenepithele sämmtlicher untersuchten Amphibien, ausgenommen dasjenige von Salamandra maculosa, konnte ich Becherzellen auffinden.

Untersuchungsmethoden.

Zur Prüfung des Blasenepitheles bezüglich des Vorkommens von Becherzellen benutzte ich salpetersaures Silberoxyd (1:300)

und 0,5 procent. Osmiumsäure nach 12- bis 24stündiger Einwirkung. Um bei Anwendung ersteren Reagens möglichst wenig Quellungserscheinungen hervorzurufen, wurde in der Regel von einer Auswaschung mit destillirtem Wasser nach der Versilberung Abstand genommen. Die Objecte wurden in verdünntem Glycerin aufgehellt. Zur Härtung benutzte ich ausser Osmiumsäure $^1/_4$proc. Chromsäure, 90 proc. Alkohol und Müller'sche Flüssigkeit. Die gehärteten Objecte wurden entweder nach vorausgegangener Tinction und Entwässerung in Paraffin eingeschlossen oder in Celloidin eingebettet. Bei letzterem Verfahren wurden erst die Schnitte tingirt. Zur Tinction verwendete ich ausser Hämatoxylin verschiedene Anilinfarben, Eosin, Methylgrün, Anilingrün, Bismarckbraun nach Weigert, salpetersaures Rosanilin und das verdünnte Renaut'sche Hämatoxylin-Glycerin. Auch die an einem andern Orte[1]) angegebenen Doppeltinctionen verwendete ich mit Erfolg. Zur Isolation der Zellen benutzte ich Müller'sche Flüssigkeit oder 0,5procentige Osmiumsäure.

1. Das Blasenepithel.

Das Becherzellen führende Blasenepithel der Amphibien ist als ein geschichtetes, aus mehreren Zellenlagen bestehendes Pflasterepithel aufzufassen, welches mit dem der Säugethiere grosse Aehnlichkeit zeigt. Als Typus für die Beschreibung kann man dasjenige von Rana oder von Bufo nehmen. Wenn man das Blasenepithel im frischen Zustande in Humor aqueus oder 0,75procentiger Kochsalzlösung betrachtet (Taf. IX Fig. 3 a), so bemerkt man das meist aus sechsseitigen Polygonen bestehende Mosaik, aus Zellen sich zusammensetzend, deren Zellsubstanz getrübt und zum grossen Theile bei schwächerer Vergrösserung fein granulär erscheint, bei Anwendung stärkerer Objective sich aber auflöst in kleine, oft wie Maschen sich anordnende Balken und eine dazwischen liegende weniger lichtbrechende Masse. Im frischen Blasenepithel sind Kerne selten zu beobachten. Gelingt es solcher ansichtig zu werden, so erscheinen sie als helle, gewöhnlich ellipsoidähnliche Bläschen, deutliche, stark lichtbrechende, Nucleoli enthaltend. Schon an solchen Flächenpräparaten kann beobachtet werden, dass sich die Epithelzellen der obersten, d. i. dem Cavum zugekehrten Lage gegen dasselbe vorwölben, indem die Begrenzungslinien der ein-

1) Zur Färbetechnik. Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie und mikroskop. Technik. Bd. II, p. 145 f., 1885.

zelnen Epithelzellen bei Höherstellung des Tubus dunkler, bei Tieferstellung hell erscheinen. Um das Oberflächendetail des Blasenepitheles genauer zu studiren, benutzte ich in ausgebreitetem Maasse Versilberung und Behandlung mit Osmiumsäure. An mit salpetersaurem Silberoxyd behandelten Objecten kann man stets neben den hell gebliebenen Epithelzellen kleinere, dunkelbraun gefärbte Zellen beobachten, die zwischen den übrigen Zellen wie eingeschaltet erscheinen. Dies Verhältniss, das ich schon früher (5) erwähnte, konnte ich in jeder Blase bemerken (man vergl. Taf. IX, Fig. 1 a, 2 a, 3 b, 4, 5). Ich glaube an der Ansicht festhalten zu können, dass dies nichts anderes als junge emporgerückte Zellen sind, deren Zellsubstanz das Silberoxyd stärker reducirt und mehr metallisches Silber auf der Oberfläche niedergeschlagen hat[1]). Die Oberflächenansicht des Blasenepitheles ist bei den untersuchten Amphibien, abgesehen vom Vorkommen und der Verbreitung der Becherzellen, äusserst ähnlich, wenn sich auch in der Grösse der Zellen kleine Verschiedenheiten constatiren lassen, die sich wohl zum grössten Theile auf Rechnung der verschiedenen Ausdehnung der Blase zurückführen lassen. Um die einzelnen Zellformen und die Schichtung des Epitheles zu studiren, benutzte ich mit trefflichem Erfolge mehrwöchentliche Härtung in Müller'scher Flüssigkeit und nachfolgendes Zerzupfen in Wasser oder verdünntem Glycerin. Was die Schichtung des Epitheles anlangt, die derjenigen des Frosches analog ist, so kann man nicht behaupten, dass sich die einzelnen Schichten genau differenziren; manche Zellen der Oberfläche reichen durch die mittlere Schichte hindurch, und dadurch entsteht die eigenthümliche, auch für das Blasenepithel der Säugethiere charakteristische Anordnung, infolge dessen das Epithel auch als ein gemischtes (Wiedersheim) bezeichnet wird. Im allgemeinen kann man eine obere, mittlere und untere Schichte unterscheiden, wenngleich die mittlere häufig nicht sehr differenzirt erscheint. Die oberste, dem Cavum zugekehrte Lage setzt sich, wie man sich an Isolationspräparaten überzeugen kann, zum Theil aus typischen Flügelzellen, zum Theil aus cylinderförmigen Zellen zusammen. (Man vergl. die von Bufo vulgaris stammenden Abbildungen auf Taf. IX, Fig. 2 c, α—γ.) Nach oben zeigen sie sämmtlich eine starke Vorwölbung, und kann man

1) An zuerst versilberten und sodann zerzupften Zellschichten kann man sehr häufig bemerken, dass besonders cylinderförmige Zellen der mittleren Schichte, welche die Oberfläche erreichen, dies Verhalten zeigen.

daselbst auch einen hellen Contour, der kein Cuticularsaum, sondern nur eine eigenthümliche Differenzirung des obersten Zellentheiles ist, bemerken. Während die Flügelzellen (α, β) unten und an der Seite Ausbuchtungen zeigen, die zum Theil zur Aufnahme von Becherzellen, z. Th. aber zur Aufnahme der Zellen der mittleren Schichte dienen, sind die cylinderförmigen Zellen häufig gestreckt (γ) und ragen mit verjüngtem Fortsatze zwischen den Zellen der mittleren Schichte hindurch. An Isolationspräparaten aus Müller'scher Flüssigkeit kann man in der Zellsubstanz, besonders in dem über dem Nucleus liegenden Theile, mitunter sphärisch begrenzte helle Räume (Vacuolen) beobachten. Der Nucleus erscheint in sämmtlichen Zellen sphärisch oder ellipsoidähnlich; in den cylinderförmigen Zellen liegt die Längsaxe desselben stets in der Richtung derjenigen der Zelle. An Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit zeigt der Kern das bekannte Fadengerüst gewöhnlich als dichte Granulation von der Membran zurückgezogen. Mitunter gelingt es auch Zellen mit zwei Kernen zu beobachten.

Die Zellen der mittleren Schichte sind entweder keulen- oder cylinderförmig, obwohl mitunter auch cubische Formen zu bemerken sind. Die keulenförmigen Zellen (δ) mit verdicktem oberen Theile, in welchem der Nucleus zu liegen kommt, zeigen nach unten eine Verjüngung, die häufig, zwischen den Zellen der untersten Lage hindurchziehend, auf der Bindegewebslage zu sitzen kommt. Der Kern ist sphärisch oder ellipsoidähnlich. Ausser den beiden Zellenformen kommen aber auch typische Flügelzellen vor, die mit schönen zur Aufnahme der Becherzellen dienenden Facetten versehen sind.

Die Zellen der unteren, der Mucosa aufsitzenden Lage (ε, ξ) sind mehr pyramidenförmig oder sphärisch, obwohl auch cylinderförmige oder cubische Zellenformen, wenn auch seltener, zu beobachten sind. Die pyramidenförmigen Zellen führen im unteren verdickten Zellentheile den sphärischen oder ellipsoidähnlichen Nucleus und verjüngen sich nach oben. Diese Verjüngung erstreckt sich aber nicht selten zwischen die Zellen der mittleren Schichte, und kann man auch manchmal an diesem verjüngten Zellentheile von Becherzellen herrührende Facetten beobachten (ε).

Die Zellsubstanz sämmtlicher Zellen erscheint an Isolationspräparaten aus Müller'scher Flüssigkeit granulär, so dass der Name „Riffzellen“ nur insofern Berechtigung besitzt, als er sich

auf die durch die Granulation der Zellsubstanz hervorgerufenen Rauhigkeiten bezieht.

Kernlose Rudimente aufzufinden ist mir trotz vielfachen Suchens in keinem Blasenepithele gelungen. Ebenso konnte an keiner Zelle der untersten Lage ein Fusssaum (Fussplatte), wie sie von Lott aus dem Cornealepithele beschrieben worden, beobachtet werden. Die Zellen der untersten Lage sitzen mit einer Fläche der Bindegewerbslage auf, wie man sich an abgelösten Theilen des Epitheles überzeugen kann.

Was die Regeneration desselben betrifft, so scheint dieselbe, wenn ich nach den wenigen Beobachtungen, die ich in dieser Beziehung bei Amphibien anstellen konnte, mir ein Urtheil zu geben erlaube, in sehr spärlichem Maasse vor sich zu gehen; daraufhin deutet wenigstens die äusserst geringe Menge von Mitosen[1]), die ich zu beobachten Gelegenheit fand.

Die Dicke des Epitheles variirt bei den verschiedenen Amphibien etwas, obwohl bei einem und demselben Individuum je nach der Dehnung der Blase selbst ganz erhebliche Schwankungen eintreten können. So fand ich beim Frosch die Dicke des Epitheles (gemessen an Isolationspräparaten aus Müller'scher Flüssigkeit) 51—55 μ[2]); bei Bufo vulgaris (Querschnitt) im Mittel 57 μ.

Dass das Blasenepithel je nach dem verschiedenen Dehnungszustande verschiedene Form und Dicke zeigt, wurde für die höheren Wirbelthiere bereits von Paneth (1) und besonders London (2) gezeigt. Allerdings ist es mit London nicht nothwendig anzunehmen, dass das Epithel während der Contraction der Blase mit einer grössern Elasticität begabt sei, wie auch Schiefferdecker (4) bereits mit Recht betont hat, wenngleich die Elasticität der Zellsubstanz beim Rückgange der ausgedehnten Blase in den contrahirten Zustand, für die Herstellung der ursprünglichen Form der Zellen bedeutungsvoll ist. Dass die Zellen der obersten und mittleren Lage bei der Formveränderung der Blase am meisten der Veränderung ausgesetzt sind, kann man sich an Schnitt- und Isolationspräparaten von contrahirten und sehr ausgedehnten Blasen überzeugen.

---

1) Meine Untersuchungen wurden allerdings zum grössten Theile während der Wintermonate der letzten beiden vergangenen Jahre angestellt.

2) Hiermit berichtige ich das in (5) angegebene Maass, das in Folge eines Rechnungsfehlers um das 2,25fache zu gross ausgefallen ist.

2. **Die Becherzellen**[1]. (Man vergl. Taf. IX, Fig. 2 d, α—λ.)

Die Becherzellen, welche man an mit salpetersaurem Silberoxyd oder mit Osmiumsäure behandelten Objecten als helle Blasen im Epithele beobachten kann, zeigen, was Formenmannigfaltigkeit betrifft, überall so ziemlich die gleichen Verhältnisse. Im frischen Blasenepithel erscheinen sie als dunkle, bei schwächerer Vergrösserung mit granulirtem Inhalt erfüllte Gebilde (Fig. 3 a), in deren Mitte man manchmal einen meist oval begrenzten hellen Fleck (das Stoma der Becherzellen), gegen welchen die Epithelzellengrenzen radienartig hinziehen, bemerken kann. Es kommen ungestielte und gestielte Formen vor, obwohl mitunter auch Zellen zu beobachten waren, die an befusste Becherzellen, wie man sie im Darmkanal so häufig findet, erinnerten. Ueber den Bau brauche ich mich hier nicht ausführlicher auszusprechen, da der Inhalt der Theca ähnlich angeordnet ist, wie bei den übrigen an einem andern Orte (7) beschriebenen Becherzellen. Die Theca bietet ellipsoidähnliche, birnförmige oder mehr sphärische Formen dar, und der Nucleus erscheint, namentlich in den gestielten Zellen, entweder ellipsoidähnlich (δ, ζ, η) oder häufiger nach oben verdickt, nach unten verjüngt (β, γ, ι). In manchen abgeplatteten Kernen von ungestielten Formen (ε) konnte ich eine eigenthümliche klumpige Masse an Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit beobachten. Was die Grösse anlangt, so ist dieselbe sehr verschieden. Sie stimmt bei den untersuchten Amphibien ziemlich überein. Ich gebe nachfolgend einige notirte Maasse (Maximum und Minimum in $\mu = 0{,}001$ mm) für Rana und Bufo, die auch für die übrigen Geltung besitzen.

1) S. L. Schenk (Grundriss der normalen Histologie des Menschen. Wien 1885, p. 161) scheint ebenfalls die Stomata der Becherzellen beobachtet zu haben. Er sagt nämlich: „Wenn man von Thieren mit dünnwandiger Harnblase die letztere mit Silberlösung behandelt, so kann man von der Fläche, ausser den Contouren der dunkelgefärbten Zwischensubstanz, zwischen den oberflächlichen polygonalen Zellen noch umschriebene, lückenähnliche, rundliche Begrenzungen beobachten. Sie scheinen mit einer Resorption von Flüssigkeit durch die Blasenwand in Beziehung zu stehen.“ Der beigegebene Holzschnitt stellt das versilberte Blasenepithel vom Frosche dar. Das Epithel ist, soviel ich urtheilen kann, zu stark versilbert worden, und übersah deshalb Schenk die Umrisse der Becherzellen, während die Stomata sehr viel metallisches Silber aufgenommen hatten und deshalb als dunkle Lücken im Epithele erschienen. Lücken, wie solche Schenk im Epithel gesehen haben will, und die er mit einer Resorption (!) in Verbindung bringt, kommen in keinem Blasenepithel vor.

Object	Thecalänge	Querdurchmesser der Theca	Stiellänge
Rana esculenta	23	21	16
	21	16	—
Bufo vulgaris	28	14	—
	21	17	14
	18	16	—

Die Becherzellen sind auch in der mittleren Schichte sämmtlicher Epithelien zu finden, sind aber daselbst geschlossen (Fig. 1 b, Fig. 2 b, Fig. 2 d, α). Erst wenn sie an die Oberfläche gerückt sind, erhalten sie ein zwischen den Epithelzellen zu liegen kommendes Stoma. Ueber den wahrscheinlichen Sekretionsprozess vergleiche man (7). Ich bemerke noch, dass man an zahlreichen geöffneten Zellen aus dem Stoma Sekretpfröpfe hervorragen sieht (Fig. 2 d, β, γ, δ, λ). Was die Bedeutung der Becherzellen in der Amphibienblase betrifft, so sind sie daselbst als einzellige Drüsen anzusehen, die zeitweise ein schleimartiges Sekret, wie die bezüglichen Reaktionen lehren, ausstossen. Ich bin vollkommen sicher, dass sich die Becherzellen aus der Amphibienblase aus Epithelzellen der tieferen Schichten entwickeln und möchte daraufhin die Bilder (Fig. 2 d, ζ, η, θ), aus der Blase von Bufo entnommen, zurückführen. Die über dem Nucleus befindliche Zellsubstanz differenzirt sich in der Weise, dass die bekannte Anordnung entsteht, der Zellentheil nimmt mehr rundliche Form an, allmählich differenzirt sich auch eine deutliche Membran und das Anfangsstadium der Becherzellen ist gebildet (ζ, η). Der obere Theil braucht nur an Grösse zuzunehmen, der Kern nimmt die charakteristische Form an, wird abgeplattet, rückt an die Zellenwand, und die Becherzelle ist fertig. Die verschiedenen Stielformen kann man sehr leicht auf die Druckerscheinungen im Epithele zurückführen.

Die Verbreitung der Becherzellen im Blasenepithele der Amphibien ist allerdings eine sehr verschiedene.

Die grösste Menge ist bei Bombinator und bei Bufo zu finden. An versilberten Blasen dieser Thiere kann man oft ganze Nester bis zu fünf und noch mehr Zellen finden, während sie an andern

Stellen wieder mehr zerstreut und seltener sind. (Man vergl. Taf. IX, Fig. 2 a, 3 b.) Ueber das Vorkommen bei Rana habe ich schon früher (5) berichtet. Sie sind daselbst nicht sehr häufig anzutreffen, sind mehr zerstreut und gelingt es seltener, eine Anhäufung mehrerer Zellen an einem Orte zu beobachten. (Man vergl. Fig. 1 a.) Sehr häufig anzutreffen sind Becherzellen auch im Blasenepithel von Hyla viridis; doch auch hier sind sie mehr zerstreut, obwohl man häufiger zwei oder mehr Zellen nebeneinander treffen kann. Aber ein so massenhaftes Vorkommen wie bei Bombinator oder Bufo konnte ich hier nie constatiren. Der Zahl nach am geringsten sind die Becherzellen bei Triton cristatus. An weiten Strecken des Epitheles konnte nicht eine einzige Form gefunden werden, während sie an manchen Stellen wieder ganze Nester bildeten. (Fig. 4 stellt eine solche Stelle dar.)

Schliesslich hätte ich noch über den Untergang der Becherzellen zu berichten. Ich bin vollkommen überzeugt, dass ein solcher stattfindet und werde in dieser Meinung gestützt durch Beobachtungen an andern Objecten. Er scheint hier in derselben Weise vor sich zu gehen, wie ich das von andern Epithelien geschildert. [Man vergl. (7).]

Im Anschluss an Vorstehendes möchte ich mir einige Bemerkungen erlauben über die in meiner früheren Arbeit (5) auf Taf. II, Fig. 4 B, m, n, o abgebildeten Becherzellenformen. Nach erneuter Controle und nach Durchsuchung zahlreicher Blasen muss ich bekennen, dass solch' grosse Becherzellen in keiner Blase mehr zu finden waren und stehe deshalb nicht an, diese Formen als durch die Einwirkung des Drittel-Alkohol erzeugte Kunstproducte anzusehen. Ich habe damals dies Reagens häufiger angewendet. Allein nach reichlicher Prüfung rathe ich entschieden ab zur Verwendung desselben als Isolationsmittel für Becherzellen.

Was die an demselben Orte besprochenen kylikoiden Zellen anlangt, so habe ich in keiner Amphibienblase mehr dergleichen gesehen. Ich muss es deshalb dahingestellt sein lassen, zu entscheiden, ob solche Zellenformen nur im Blasenepithele des Frosches allein vorkommen. Dass dieselben nur durch das angewendete Reagens hervorgerufene Formen sind, glaube ich nicht, da Müller'sche Flüssigkeit nie solche trügerische Nebenwirkungen bedingt wie Drittel-Alkohol.

Was nun Schieferdecker's Arbeit (4)[1]) anlangt, die etwas vor der meinen erschien, so weicht dieselbe in der Beschreibung der Becherzellen so ziemlich von der meinen ab. Erstens hat Schiefferdecker die in den mittleren Schichten vorkommenden geschlossenen Becherzellen vollkommen übersehen. Zweitens bemerkt derselbe, dass die hellen Flecke (Stomata) über dem Niveau des umgebenden Blasenepitheles zu liegen kommen, während Querschnitte oder Isolationspräparate lehren, dass die Stomata zwischen den Zellen in den rinnenartigen Vertiefungen und stets tiefer als die sich vorwölbenden Epithelzellen zu liegen kommen. Die Höfe, die Schiefferdecker um die hellen Flecke (Stomata) gesehen hat, sind entschieden nichts anderes als die aus denselben hervorragenden Sekretpfröpfe. Ferner konnte ich nirgends durch die ganze Epithelschicht bis zur Mucosa reichende Becherzellen beobachten. Was die von Schiefferdecker ausführlich geschilderten Thätigkeitszustände in den Becherzellen betrifft, so habe ich meine Meinung an einem andern Orte (7) ausführlich auseinandergesetzt.

Thatsache ist, dass sich Unterschiede in der Ausbildung des Gerüstwerkes der Filarmasse vorfinden, aber dieselben sind wohl nur auf verschiedene Entwickelungsstadien zurückzuführen. Ebenso zeigen die schon längere Zeit in Function stehenden Formen eine etwas andere Anordnung der Filarmasse als die eben an die Oberfläche gerückten, aber der Unterschied stellt sich wohl anders dar, als ihn Schiefferdecker auf Grund seiner Färbemethoden beschrieb.

In früheren Arbeiten habe ich mich ferner dagegen ausgesprochen, die Becherzellen in der Amphibienblase mit den Zellen der zusammengesetzten Schleimdrüsen geradezu zu identificiren, wie es Schiefferdecker thut. Ich verweise in dieser Beziehung auf meine grössere Arbeit (7) und bemerke hier nur noch, dass trotz der Analoga der beiden Zellenarten gewichtige Bedenken gegen eine solche Ansicht sprechen, worüber man (7) vergleichen möge.

1) Die erste Mittheilung machte Schiefferdecker in den Sitzungsberichten der naturforschenden Gesellschaft zu Rostock. (Sitzungsbericht vom 26. Mai 1883.) Ich hatte von dieser Mittheilung um so weniger eine Ahnung, als Schiefferdecker selbst in seiner ausführlichen Mittheilung (4) nichts davon erwähnt.

Literatur.

1) 1876. J. Paneth, Das Epithel der Harnblase. Sitzungsberichte der Wiener Academie, Tom. LXXIV.

2) 1881. B. London, Das Blasenepithel bei verschiedenen Füllungszuständen der Blase. Archiv für Anatomie und Physiologie von His, Braune und Du Bois. (Physiologische Abtheilung.)

3) 1883. P. Schiefferdecker, Sitzungsbericht der naturforschenden Gesellschaft in Rostock vom 26. Mai.

4) 1884. Derselbe, Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXIII.

5) 1884. J. H. List, Ueber Becherzellen im Blasenepithel des Frosches. Sitzungsberichte der Wiener Academie, III. Abth., Tom. LXXXIX, Märzheft.

6) 1885. Derselbe, Ueber einzellige Drüsen (Becherzellen) im Blasenepithel der Amphibien. Biolog. Centralblatt, Bd. V, p. 499 f. und Zoolog. Anzeiger, VIII. Jhrg. p. 556 f.

7) 1886. Derselbe, Ueber Becherzellen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXVII.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX.

Fig. 1 a. Blasenepithel von Rana esculenta nach Behandlung mit salpetersaurem Silberoxyd (1 : 300). 150 : 1.

Fig. 1 b. Querschnitt durch das Blasenepithel von Rana esculenta. Nach Behandlung mit salpetersaurem Silberoxyd gehärtet in Müller'scher Flüssigkeit. Tinction mit Hämatoxylin. 400 : 1.

Fig. 2 a. Blasenepithel von Bufo vulgaris nach Behandlung mit salpetersaurem Silberoxyd (1 : 300). 400 : 1.

Fig. 2 b. Querschnitt durch das Blasenepithel von Bufo vulgaris. Härtung in Alcohol absol., Tinction mit dem verdünnten Renaut'schen Hämatoxylin-Glycerin. 600 : 1.

Fig. 2 c. α, β, γ Zellen der obersten Lage des Blasenepitheles von Bufo vulgaris, δ, ε, ζ Zellen der mittleren und untersten Lage. Aus Müller'scher Flüssigkeit. 600 : 1.

Fig. 2 d. α bis λ Becherzellen aus dem Blasenepithel von Bufo vulgaris nach Isolation mit Müller'scher Flüssigkeit. γ, δ, η, θ, ι gestielte Formen. Fig. ε gez. bei Oc. I, Obj. VI, Seibert. Die übrigen 600 : 1.

Fig. 3 a. Blasenepithel von Bombinator igneus, frisch. 400 : 1.

Fig. 3 b. Blasenepithel von Bombinator igneus nach Behandlung mit salpetersaurem Silberoxyd (1 : 300). 150 : 1.

Fig. 4. Blasenepithel von Triton cristatus nach Behandlung mit salpetersaurem Silberoxyd (1 : 300). 400 : 1.

Fig. 5. Blasenepithel von Hyla viridis nach Behandlung mit salpetersaurem Silberoxyd (1 : 300). 400 : 1.

Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo.

Von

Wilhelm Roux,
a. o. Professor und Assistent am anatomischen Institut zu Breslau.

Nr. 4. Die Richtungsbestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes[1]).

Hierzu Tafel X.

Aus früher dargelegten Gründen habe ich die speciellen entwickelungs-mechanischen Untersuchungen des Embryo mit der Ermittelung der Ursachen der allgemeinsten Gestaltungen des Wirbelthierkörpers begonnen, indem ich die Richtungsursachen der Hauptdimensionen desselben zu erforschen mich bestrebte[2]).

Da die Entwickelung des Wirbelthieres aus dem Ei eine Folge von Vorgängen darstellt, in welchen erst relativ spät die Richtungen des Embryo durch die Anlage der speciellen Organe erkennbar werden, so musste, um mit Aussicht auf Erfolg nach den Ursachen suchen zu können, zunächst die Phase der Entwickelung ermittelt werden, in der die wirkliche Bestimmung dieser Richtungen sich vollzieht. Meine Untersuchungen beziehen sich zunächst blos auf die Entwickelung des Froschembryo.

Schon von Baer war festgestellt worden, dass in der Zu-

1) In seinem ersten, die normalen Verhältnisse betreffenden Theile vorgetragen in der anatomischen Sektion der Naturforscherversammlung zu Berlin am 23. Sept. 1886.

2) W. Roux, Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Leipzig 1883. p. 3.

sammensetzung des unbefruchteten Froscheies aus einem pigmentirten, unter natürlichen Befruchtungsverhältnissen des Eies nach oben sich einstellenden Pole (s. Hemisphäre) und einem weissen, nach unten gewendeten Pole eine Richtung des künftigen Embryo normirt ist, und zwar angeblich der Art, dass die Verbindungslinie der Mittelpunkte dieser beiden Pole, die sogenannte „Eiaxe", in ihrer Richtung vom dunklen zum hellen Theile die dorsoventrale Richtung des Embryo kennzeichnet.

Diese letztere Angabe ist indess nicht richtig, sondern die Eiaxe entspricht in der Richtung vom schwarzen zum weissen Pole entweder einer cephalocaudalen, oder, umgekehrt als Baer annahm, einer ventrodorsalen Richtung des Embryo. Ersteres, sofern man berücksichtigt, dass die Lage des sichtbaren Embryo unter partiellen aber grossen, während der Gastrulation vor sich gehenden, Materialumlagerungen hervorgebracht wird, und wenn man dabei die ursprünglichen Materiallagerungen als Norm für die Bezeichnung der Lagerungsbeziehung des künftigen Embryo auf das unbefruchtete Ei annimmt, was entwickelungsmechanisch natürlich das einzig Richtige ist. Vernachlässigt man dagegen diese Materialverschiebungen, so wird man aus der Thatsache, dass bei natürlicher Einstellung des Eies mit dem weissen Pole nach unten, aber in fester Zwangslage, welche jede Umdrehung des Eies in toto verhindert, das Medullarrohr in ganzer Länge auf der ursprünglich weissen Unterseite des Eies gebildet wird, folgern, dass die Eiaxe in der Richtung von oben nach unten der ventrodorsalen Richtung des Embryo entspricht.

Erstere Bezeichnung drückt also die Lagerung des virtuellen, letztere die des reellen Embryo zur Axe des unbefruchteten Eies aus. Obgleich nun die erstere Bezeichnungsweise entwickelungs-mechanisch die richtigere ist und ich dieselbe aus diesem Grunde bereits eingeführt habe [1]), so sehe ich mich doch in Folge der zur Zeit noch herrschenden, an die äusseren Formen anknüpfenden Vorstellungsweise veranlasst, in Zukunft, wenn nicht

---

1) W. Roux, Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Nr. 1. Zur Orientirung über einige Probleme der embryonalen Entwickelung. Zeitschr. f. Biologie von Kühne und Voit. Bd. XXI. 1885. — Nr. 3. Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Theilung des Froscheies. Breslauer ärztl. Zeitschrift 1885.

ausdrücklich anders bemerkt ist, wenigstens eine Mittelbezeichnung zu gebrauchen, wonach die Axe des unbefruchteten Froscheies in ihrer Richtung vom schwarzen zum weissen Pol einer Richtung des Embryo vom ventrocephalen zum dorsocaudalen Theile entspricht.

Aus den früher von mir beobachteten und mitgetheilten Variationen in der Einstellung des befruchteten Eies geht hervor, dass die Stellung des Embryo zur Axe des unbefruchteten Eies überhaupt eine etwas variable ist. Eine festere, wenn auch vielleicht durch Erhaltung des Eies in künstlicher Schiefstellung noch ein wenig zu variirende Beziehung besteht zwischen der Lage des Embryo und der Furchungsaxe des Eies, welche letztere, wie ich gezeigt habe, bei Rana esculenta erst während der Befruchtung in ihrer Lage zur Eiaxe kenntlich wird.

Eine Richtung des Embryo ist also schon annähernd durch die Gestaltung des unbefruchteten Eies gegeben und zugleich ist auch schon die Qualität der beiden Seiten dieser Richtung entschieden.

Danach fehlt zur vollkommenen Bestimmung der Lage des Embryo im Ei blos noch eine weitere Richtungsbestimmung und die Entscheidung über die Qualität zweier Punkte dieser Richtung. Durch die Ei- resp. Furchungsaxe lassen sich in unendlich vielen Richtungen Meridianebenen legen. Es war nun die Frage, in welche derselben die Medianebene des Embryo zu liegen kommt, und welche von beiden Hälften dieser Meridianebene zur ventrocaudalen, resp. dorsocephalen Seite des Embryo wird; ferner wann und wodurch diese Bestimmungen getroffen werden.

In Beitrag 3 zur Entwickelungsmechanik etc. habe ich Versuche mitgetheilt, aus welchen bezüglich des Zeitlichen dieser Bestimmungen hervorgeht, dass gleichfalls erst während der Befruchtung das Ei der Rana esculenta diejenige Schiefstellung der Eiaxe annimmt, d. h. diejenige innere Anordnung der ungleich schweren Eitheile ausbildet, mit welcher über die künftige Richtung der Medianebene des Embryo und über die Qualität ihrer Theile die Entscheidung getroffen ist, indem stets diejenige Seite des Eies, wo die weisse Hemisphäre am höchsten heraufreicht und gewöhnlich schon von oben sichtbar ist, zur dorsocephalen, die entgegengesetzte zur ventrocaudalen Seite des Embryo wird. Die erste Furchungsebene theilt diese obere Ansicht des Eies von

Rana esculenta symmetrisch und stellt zugleich die Medianebene des Embryo selber dar[1]). Das Letztere gilt in gleicher Weise auch für Rana fusca, wo indess die Eiaxe sich gewöhnlich senkrecht einstellt und daher nicht durch eine Höherstellung der weissen Hemisphäre auf einer Seite verräth, ob zur Zeit der ersten Furche bereits die Entscheidung über die dorsocephale und ventrocaudale Seite getroffen ist. Gleichwohl glaubte ich, die Erfahrung an Rana esculenta auch auf diese Species übertragen zu dürfen, da ich wenigstens feststellen konnte, dass auch die Eier der Rana fusca ihre definitive Einstellung erst während der Befruchtung gewinnen. Die weiteren Ausführungen werden zeigen, dass diese Annahme berechtigt war.

Damit war die Zeit dieser zweiten Bestimmung der Medianebene auf die Befruchtungsperiode oder auf das unbefruchtete Ei beschränkt. Nunmehr erschien es möglich, die Entscheidung über diese Alternative zugleich mit der Ermittelung der speciellen Ursache zu gewinnen. Wenn die Bestimmung erst während der Befruchtung getroffen wird, so lag die Vermuthung nahe, dass die Bestimmung auch an den Vorgang der Befruchtung selber geknüpft sei. Da die Copulation der beiden Kerne der wesentlichste bis jetzt erkannte morphologische Vorgang der Befruchtung ist und sich schliesslich wenigstens in e i n e r bestimmten Richtung vollziehen muss, und da ferner die erste Theilung mit der Theilung des durch diese Copulation entstandenen Furchungskernes beginnt, so schien mir die Vermuthung der Prüfung werth, dass die Copulationsrichtung selber das Moment für die Bestimmung der ersten Theilungsrichtung und damit der Richtung der Medianebene des Embryo sei. In diesem Falle erschien es auch möglich, dass diese wichtige Bestimmung bei allen durch Befruchtung erzeugten, bilateral-symmetrischen Wesen

---

1) Dem erneuten Widerspruche Rauber's (Zool. Anzeiger 1886. p. 158) gegen diese von mir und gleich darauf von Pflüger festgestellte Thatsache kommt eine sachliche Bedeutung nicht zu. Ich habe die Fehlerquellen der Versuche dieses Autors bereits früher genügend angegeben, und aus den weiteren Ausführungen dieser Abhandlnng ist zu ersehen, dass ich im Stande bin, seine Resultate nach Belieben zu erzeugen. Rauber hat entweder die einfache Technik, Eier ganz zwanglos aufzusetzen, immer noch nicht erlernt oder, trotz meiner Warnung, pathologische Eier vom Ende der Laichperiode zur beabsichtigten Feststellung des normalen Verhaltens verwendet.

durch dieselbe Ursache getroffen werde. Die Entscheidung über die also motivirte Frage suchte ich durch localisirte Befruchtung der Froscheier, d. h. durch Befruchtung jedes Eies von einem beliebig von mir gewählten Meridian aus zu gewinnen, und im Beitrag 3 habe ich bereits, pag. 21, das erste vorläufige Ergebniss in einer Anmerkung mitgetheilt; „Die erste Furche und mit ihr die Medianebene des Embryo ging bei senkrecht stehender Eiaxe (von Rana fusca) in 50 von 66 Fällen durch die von mir gewählte Eintrittsstelle des Samens in das Ei, und die Seite dieser Eintrittsstelle wurde in 10 von 11 Fällen zur ventralen Seite des (virtuellen) Embryo."

Die genauere Bedeutung dieses Ergebnisses ist folgende. Der Raum, den ich bei dem immerhin groben Vorgange der localisirten Befruchtung des Eies als Eintrittsstelle des Samens ansehen musste, umfasste etwa 20—30° der Eiperipherie; und in diesem kleinen, von mir frei gewählten Bezirk lag also bei 75% der Eier die eine Seite der ersten Furche, während diese Furche nur bei 25% der Eier in die Strecke der übrigen 150° der halben Peripherie zu liegen kam. Dieses günstige Verhältniss wird noch dadurch gesteigert, dass in 10 von 11 Fällen, also in 90%, diese Stelle zugleich eine bestimmte Qualität in Bezug auf den künftigen Embryo besass, so dass, wenn man dies Verhalten auf die ganzen 66 Eier ausdehnt, die 75% Treffer auf die 30° der Befruchtungsstelle gegenüber zu stellen sind den 25% Abweichungen auf die übrigen 330° der ganzen Eiperipherie.

Trotz dieser günstigen Zahlen glaubte ich doch das Resultat noch nicht als vollkommen gesichert ansehen zu dürfen, und zwar auf Grund eines Einwandes, den ich mir zu machen für nöthig hielt. Die 66 Eier, welche sich entwickelten, repräsentirten nämlich blos etwa den sechsten Theil aller derjenigen Eier, welche ich localisirt zu befruchten versucht hatte. Fünf Sechstel der Eier hatten sich nicht entwickelt. Es war daher die Annahme nicht von der Hand zu weisen, dass nur diejenigen Eier sich entwickelt hätten, in denen ich bei der localisirten Befruchtung zufällig in die Gegend der eventuellen präformirten Sameneintrittsstelle gekommen war; und dies war um so eher möglich, als ich bei diesen Versuchen mich stets zugleich bestrebt hatte, eventuell an andere Stellen gekommenen Samen durch Berührung mit einer geeigneten Flüssigkeit seiner Befruchtungsfähigkeit zu berauben. Denn wenn

auch am Froschei keine besonders gestaltete Mikrophyle wahrnehmbar ist, und wenn auch van Bambecke und Born den Samenkörper bei verschiedenen Eiern in sehr verschiedener Höhe zwischen der Mitte der schwarzen Hemisphäre und dem äquatorialen Rande derselben eingedrungen fanden, so folgt daraus doch noch nicht, dass nicht für jedes Ei eine besondere Eintrittsstelle vorgebildet sei. Da diese Autoren nicht anzugeben in der Lage waren, aus welchem Grunde der Samenkörper in verschiedener Höhe eingedrungen war, so könnte man diese Thatsache grade in dem Sinne des Bestehens einer bestimmten Eintrittsstelle verwerthen. Ist aber jedes Ei mit einer bestimmten Eintrittsstelle versehen und geht die erste Furche stets durch diese Stelle, so vermögen wir nicht zu beurtheilen, ob dieses letztere Verhältniss durch die Copulationsrichtung oder nicht durch eine unsichtbare Anordnung verschieden beschaffener aber gleich aussehender Eitheile schon vor der Befruchtung bedingt ist.

Auch die oben angeführte Beobachtung, dass bei Rana esculenta erst während der Befruchtung die bleibende und für die Lage der Furchungsaxe und des Embryo zur Eiaxe bestimmende Einstellung des Eies hergestellt wird, giebt noch keine Sicherheit dafür, dass auch die Bestimmung derselben erst während der Befruchtung und durch dieselbe getroffen wird; denn diese Einstellung könnte schon am unbefruchteten Ei virtuell normirt sein und durch den Befruchtungsvorgang nur erst reell geworden sein; ein Verhalten, für das die gleichfalls schon erwähnte Thatsache angeführt werden kann, dass die unbefruchteten Eier der Rana fusca sich alle schief einstellen, während der Befruchtung aber die senkrechte Einstellung annehmen, das heisst ihre ungleich schweren Dottertheile der Art umordnen, dass der Schwerpunkt unter die Mitte der schwarzen Hemisphäre verlegt wird, also eine feste Beziehung zu einer schon am unbefruchteten Ei gegebenen Gestaltung gewinnt.

Um also jeden Einwand gegen eine latente bilaterale Construktion des Froscheies zu beseitigen, mussten so günstige Versuchsresultate mit der localisirten Befruchtung gewonnen werden, dass von einer stattgehabten Auslese keine Rede mehr sein kann.

In diesem Frühjahr (1886) ist es mir nun gelungen, die Methode der localisirten Befruchtung in dem Maasse zu vervollkommen, dass sich von je 12 Eiern einer Versuchsreihe mindestens 9,

manchmal 10 oder 11 entwickelten, so dass also die Wahrscheinlichkeit eines zufälligen Treffens der eventuellen präformirten Eintrittsstelle nicht mehr existirt. Dabei war die Zahl der Treffer unter diesen sich entwickelnden Eiern zum Theil dieselbe, zum Theil eine noch höhere, als im vorigen Jahre, indem einige Male von 11 Eiern bei 10 die erste Furche durch die frei von mir gewählte Sameneintrittsstelle hindurchging.

Zugleich gelang es mir in diesem Jahre auch zum ersten Mal, die localisirte Befruchtung bei Rana esculenta mit Erfolg auszuführen und dabei zu beobachten, dass die dieser Species eigene typische Schiefstellung der Eiaxe, d. h. die 20—30° betragende Senkung der schwarzen Hemisphäre stets nach der Seite der Sameneintrittsstelle hin erfolgte. Da die Seite dieser Senkung stets zur ventrocaudalen Seite des Embryo wird, so ist damit zugleich die entsprechende vorjährige Beobachtung an Rana fusca nun auch für Rana esculenta gewonnen worden. An Rana fusca konnte ich sie in diesem Jahre nicht des Weiteren feststellen, da ich genöthigt worden bin, meine Versuche in den hygienisch so ungünstigen Räumen der Anatomie anzustellen, dass fast alle Eier schon nach zwei Tagen durch Verschimmelung abstarben. (Dies ist auch zugleich der Grund, warum ich meine Versuche über die Entwickelung angestochener Eier und über die besondere Entwickelung der dabei entstehenden Extraovate vorläufig nicht mit Erfolg habe fortsetzen können.)

Auf Grund der mitgetheilten Versuche können jetzt mit Sicherheit die folgenden Thesen aufgestellt werden:

1. Das Ei der Rana fusca und esculenta kann von jedem beliebigen Meridian aus befruchtet werden.

2. Bei Eiern von Rana fusca und esculenta, welche keinem äusseren Zwang unterworfen sind, geht die erste Furche und mit ihr die Medianebene des Embryo durch die beliebig gewählte Sameneintrittsstelle, und die Seite dieser Eintrittsstelle wird zur ventrocaudalen Seite des Embryo.

Um die Ursache der auch bei den diesjährigen Versuchen noch vorgekommenen, wenn auch spärlichen, blos 10—15% betragenden Abweichungen zu ermitteln, habe ich alle diese Eier sofort nach dem Auftreten der ersten Furche durch Erhitzen auf 80° C. getödtet und theils frisch mit dem Gefriermikrotom, theils

erst später nach der Härtung in Alkohol parallel der Furchungsebene geschnitten. Die Aussicht, auf diese Weise noch etwas über die Befruchtungsrichtung ermitteln zu können, gründet sich auf die Beobachtung Born's [1]), dass die zuerst von Bambecke beschriebene und in ihrer Bedeutung erkannte Pigmentstrasse, welche der Samenkörper im Froscheie hinter sich herzieht, oft noch zur Zeit der ersten Furche sichtbar ist. Die Schnitte zeigten deutlich, dass die erste Furchungsebene sowohl durch die Anfangsstelle der Pigmentstrasse an der Rinde, wie auch durch den weiteren Verlauf derselben, also durch die Bahn des Samenkörpers hindurchging, wie dies Fig. 1 schematisch darstellt.

Somit bildeten diese Eier keine Ausnahme von obiger Regel 2, sondern es ist anzunehmen, dass nur die Localisation der Befruchtung auf die von mir vorher bezeichnete Stelle nicht gelungen war.

Zugleich erhalten wir mit dieser Wahrnehmung eine leicht zu handhabende Methode zur wenigstens partiellen Prüfung der Regel 2. Es muss auch bei dem nicht localisirt, sondern in gewöhnlicher Weise befruchteten (aber nicht in Zwangslage gehaltenen) Eie in dem längs der ersten Furchungsebene geführten Schnitte die Pigmentstrasse angetroffen werden. Da durch Regel 1 definitiv festgestellt ist, dass der Samenkörper an jedem beliebigen Meridian eindringen kann, so kann ein solcher Befund an nicht localisirt befruchteten Eiern nun auch nicht gut mehr auf das Eindringen des Samens an einer präformirten Eintrittsstelle und auf eine präformirte Coincidenz der Lage derselben mit der Lage der ersten Theilungsebene bezogen werden. College Born war so liebenswürdig, 25 Eier verschiedener Anurenspecies in der bezeichneten Richtung zu schneiden und mir zur Benutzung zu übergeben. Ich habe dann nach seiner Methode noch selber über 80 Eier, theils parallel der ersten Furche, theils rechtwinkelig zu ihr geschnitten und die gehegten Erwartungen fanden sich in erfreulichster Weise bestätigt, soweit die Pigmentstrasse überhaupt noch zu sehen war; letzteres ist allerdings bei den wenig pigmentirten Eiern, besonders von Rana esculenta, oft nicht mehr der Fall.

---

1) G. Born, Biologische Untersuchungen. II. Weitere Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anuren. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 27. p. 224.

Zur Vollziehung der localisirten Befruchtung der Froscheier verwandte ich zwei verschiedene Methoden, deren beider Voraussetzung die zwingende Annahme O. Hertwigs [1]) ist, dass unmittelbar nach dem Eindringen des ersten Samenkörpers in die Eirinde normaler Weise Schutzmechanismen ausgelöst werden, welche das Eindringen weiterer Samenkörper verhindern.

Bei der von mir zuerst und am meisten angewendeten Methode, welche sich jedoch nur für Rana fusca eignete, gab ich den Samenkörpern an der beabsichtigten Befruchtungsstelle dadurch einen Vorsprung, dass ich entweder ein wenig Samen mit einer fein ausgezogenen und leicht in die Gallerthülle eingedrückten Glaskanüle in die Substanz dieser Hülle injicirte, oder mit einer Scheere einen Schnitt längs eines Meridianes in die Gallerthülle machte und dann ein wenig Samen mit dem Pinsel zusetzte. Da somit die Samenkörper an diesen Stellen einen kleineren Weg bis zur Eioberfläche zurückzulegen hatten, mussten sie hier auch zuerst ankommen und das Ei also von dieser Stelle aus befruchtet werden. Letzteres war aber blos dann zu erwarten, wenn der Samen sich nicht in dem bei der Quellung der Hülle entstehenden Raum zwischen der Eioberfläche und der sogenannten Dotterhaut seitlich ausbreiten konnte. Um diese Ausbreitung zu verhindern, wurde in den ersten 30 Minuten nach der vorgenommenen Befruchtung nur wenig Wasser zugegeben; erst nach Ablauf dieser Zeit wurde reichlich Wasser zugesetzt, um die Eier aus der Zwangslage zu befreien. Es erhellt, dass die Fehlerquellen dieser Methode der Art sind, dass sie nur Abweichungen von dem erwarteten Resultat bewirken, nicht aber fälschlicher Weise die Entstehung desselben begünstigen können.

Die unbefruchteten Eier der Rana esculenta erwiesen sich jedoch als so empfindlich gegen die geringsten mechanischen Einwirkungen [2]), dass die Befruchtung mit diesem Verfahren in keinem

---

1) Morpholog. Jahrbuch 1877. p. 76.

2) Es illustrirt sehr die Sicherheit und Selbstregulation im Ablaufe der Entwickelungsmechanismen, dass die befruchteten Eier grobe Deformationen, Erschütterungen und grosse Substanzverluste erfahren können, ohne dass dadurch ihre Entwickelungsfähigkeit aufgehoben oder in falsche Bahnen gelenkt wird, während bei den unbefruchteten, unthätigen Eiern der genannten Species die geringsten mechanischen Einwirkungen die Entwickelungsfähigkeit vernichten.

Falle gelang. Daher verwandte ich für die Eier dieser Species eine andere Methode, welche zunächst auf der Angabe O. Hertwig's (loco cit.) und Born's[1]) beruht, dass die Samenkörper immer durch die schwarze Eirinde eindringen.

Da der Uebergang von der braunen zur weissen Beschaffenheit der Rinde ein allmählicher ist, so vermuthete ich, dass auch der Eindringungswiderstand mit der Nähe der weissen Hemisphäre nur allmählich zunehme. Ausserdem hegte ich die Vorstellung, dass vielleicht in Folge der Anhäufung der feineren Dottersubstanzen unter der Mitte der schwarzen Hemisphäre eventuelle, das Eindringen begünstigende Kräfte derselben um so stärker auf den Samenkörper wirken würden, je näher letzterer der Umgebung der Mitte der schwarzen Hemisphäre sich befinde. Daraus ergab sich die Consequenz, dass die Leichtigkeit des Eindringens des Samenkörpers in das Ei der Umgebung von der Mitte der schwarzen Hemisphäre gegen den äquatorialen Rand derselben stetig abnehme, sodass ceteris paribus die Befruchtung von demjenigen Meridian aus erfolgen müsste, in welchem der Samen am nächsten der Umgebung der Mitte des schwarzen Poles an die Eirinde gelangt war. Ich setzte daher die Eier der Rana esculenta senkrecht auf und legte an jedes derselben ein Stückchen feinen Seidenfadens längs eines Meridianes der Art an, dass das obere Ende des Fadens noch ein wenig von dem Mittelpunkte der schwarzen Hemisphäre entfernt blieb und gab dann von unten her etwas Samen zu.

Wie aus den schon mitgetheilten Resultaten hervorgeht, hat der Erfolg der Erwartung durchaus entsprochen. Der Faden muss aber rechtzeitig, spätestens 20 Minuten nach der Befruchtung, wieder entfernt werden, damit er nicht bei der Abnahme der Samenflüssigkeit durch die Quellung der Gallerthülle das Ei presst und so zugleich die obere Hemisphäre etwas nach seiner Seite senkt, denn eine solche Zwangslage vermag nach meinen früheren Beobachtungen schon für sich allein die Richtung des Embryo zu bestimmen. Um diese gefährliche Fehlerquelle ganz zu vermeiden, setzte ich das Ei ein wenig nach einer anderen Seite geneigt auf und gab alle 5 Minuten ein wenig Wasser zu. Nach 30 Minuten wurde dann, wie bei Rana fusca, soviel Wasser zugesetzt, dass

---

1) Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 24. p. 522.

das Ei sich bald innerhalb der Gallerthülle drehen konnte und damit jedem Zwange enthoben war.

Die Einzelheiten der Ausführung und die Anordnung der Versuche waren folgende. Aus dem eröffneten Uterus wurde das Ei mit einer kleinen gut polirten Präparirlanzette, welche durch Abschleifen ihrer scharfen Kanten und ihrer Spitze beraubt war, herausgehoben und mit dem weissen Pol auf eine runde Glasplatte von 3,2 cm Durchmesser gesetzt, auf welcher ein Durchmesser durch einen eingeritzten Pfeil markirt war. Wenn das Ei bei Rana fusca nicht vollkommen senkrecht stand, oder wenn die Eiaxe bei Rana esculenta zu stark geneigt war, wurde die Glasplatte der Art schief gehalten, dass die Schwerkraft das nur leicht adhärirende Ei durch eine geringe Rollung in die gewünschte Lage brachte. Dann wurde bei der ersten Methode das Ei der Rana fusca in dem parallel zum Pfeile gerichteten Meridian von der Fahnenseite des Pfeiles her in der angegebenen Weise mit der Samenkanüle oder der Scheere behandelt, und darauf mit dem Pinsel an den Fusspunkt des Eies etwas Wasser zugesetzt, nachdem letzteren Falles der klaffende Meridianschnitt noch ein wenig mit einem in Samen getauchten Pinsel berührt war. Die das Ei tragende Platte wurde dann in ein rundes flaches Glas mit 1,5 cm hohem Rande gelegt, an dessen Unterfläche ein rechtwinkelig geschnittenes Papier angeklebt war. Nachdem der Pfeil der Objektplatte dem am Glase haftenden Rande des Papieres parallel gerichtet und der Art gestellt worden war, dass die Pfeilspitze mir abgewendet und zugleich das Papier nach rechts vom Glase vor mir lag, wurde zunächst die Zeit der Befruchtung auf den Zettel notirt und die Objektplatte ringsum mit einem nassen Pinsel befeuchtet, ohne dem Ei selber dadurch Wasser zuzuführen. Die Glasschale wurde mit einer an der Unterseite gleichfalls befeuchteten Glasscheibe bedeckt. Darauf wurde das nächste Ei in der gleichen Weise behandelt; und danach (etwa nach 2 Minuten) wurde die Objektplatte des vorher befruchteten Eies aus der Schale genommen, von rechts nach links einen Moment umgedreht und die durch ungleiche Adhäsion bei der Befeuchtung gewöhnlich entstandene geringe Schiefstellung rasch durch einen kleinen, radiär zum Ei gestellten und mit der Spitze die Richtung des höchsten Standes des Weissen markirenden Pfeil mit einem sogenannten Porzellanschreibstift auf der Glasplatte markirt. Danach wurde das Ei

wieder zurück in die Schale gelegt und in der angegebenen Weise zum Papierrand orientirt, um nach dem soeben gemachten Pfeil die Richtung der Ablenkung aufzuzeichnen, und die Zeit dazu notirt. Diese Controle wurde alle 5 Minuten wiederholt, notirt und jede Stellungsänderung durch ein neues Bild fixirt. Wenn die Gallerthülle Flüssigkeit angezogen hat, ist das Ei unverrückbar an der Glasplatte festgesaugt, und die nach den ersten 5 Minuten noch eintretenden Stellungsänderungen sind daher auf Drehungen des Eies in der Hülle zu beziehen. Da der Wasserzusatz auch nach den ersten 30 Minuten immer noch ein etwas spärlicher war, so konnten solche Drehungen nur langsam im Laufe von Minuten sich vollziehen und die kurzen, nur etwa 5 bis 10 Sekunden dauernden Umdrehungen zur Besichtigung der Unterseite hatten keinen Einfluss auf die Stellung. Zur Vermeidung dieser Umdrehungen hatte ich im vorigen Jahre die Unterseite durch Spiegelung aufgenommen; diese Methode erwies sich jedoch als viel ungenauer, weil durch das unerlässliche seitliche Vorbeisehen an dem Eie stets schiefe Projektionen entstehen, aus welchen es, auch unter möglichst gleichmässigem Umkreisen des Eies mit dem Auge bei geringer Schiefstellung der Eiaxe, sehr schwer ist, die Richtung und den Grad dieser Schiefstellung genau zu ermitteln.

Es gehört schon einige Uebung und strenges Einhalten einer bestimmten Ordnung in allen Manipulationen dazu, um 12 Eier in dieser Weise nach einander aufzusetzen und alle rechtzeitig auf ihre Einstellung und den Wassergehalt zu prüfen und keine Verwechselung vorkommen zu lassen.

Im Ueberschuss zugesetztes Wasser wurde mit einer gebogenen und zugespitzten Glasröhre weggesaugt.

Bedeutung der gefundenen Coincidenz des ersten Furchungsmeridianes und des Eintrittsmeridianes des Samenkörpers.

Nachdem wir die Thatsachen und die Art, wie sie gewonnen worden sind, kennen gelernt haben, liegt es uns ob, die specielle Bedeutung derselben zu ermitteln.

Obgleich die Entwickelungsmechanik selber erst in den ersten Furchungen sich befindet, so ist es doch schon möglich, die Entstehung dieser Coincidenz in mehrere ursächlich verschiedene Vor-

gänge zu zerlegen und den causalen Werth jedes einzelnen derselben für das gemeinsame Resultat zu prüfen.

Analysiren wir den Vorgang der Befruchtung in entsprechender Weise, so können wir zunächst folgende Einzelvorgänge unterscheiden. Erstens die Durchbrechung der harten Eirinde durch den Samenkörper; zweitens den Verlauf desselben, resp. des aus ihm entstehenden Spermakernes durch den Dotter; drittens die Copulation beider Vorkerne. Jeder dieser Vorgänge könnte vielleicht für sich allein das die Richtung der ersten Furche bestimmende Moment enthalten.

Für die Wirkung der Durchbrechungsstelle der Eirinde auf die Lage der Furche kann man zwei in Beitrag 1 zur Entwickelungsmechanik etc. p. 35 u. 37 mitgetheilte Beobachtungen anführen. Bei Froscheiern, welche schon die erste Furche gebildet hatten, sah ich nach dem Anstechen derselben mit einer feinen Präparirnadel die zweite Furche mehrmals durch die Anstichstelle hindurchgehen, auch wenn dadurch diese Furche schief, statt wie normal rechtwinkelig, zur ersten zu stehen kam. Beim Anstechen nach Bildung der zweiten Furche kam es vor, dass die der Anstichstelle nächstgelegene Furche sich nachträglich soweit verschob, bis sie durch die Anstichstelle selber hindurchging. Man kann diese Beobachtungen so deuten, dass die Theilung leichter an derjenigen Stelle des Zellleibes entsteht, wo der Sonderungswiderstand am geringsten ist oder ein Reiz das Protoplasma getroffen hat. Dass die Eirinde durch ihre Härte der Theilung besonderen Widerstand darbietet, sehen wir an den vielen feinen Falten, welche sich bei den ersten Furchungen an der Theilungsstelle bilden. Sie ist also fest und elastisch. Eine flüssige oder auch nur weiche und geschmeidige Substanz würde diese Erscheinung nicht darbieten können. Gegen die Anwendung dieser Erfahrung auf unseren Fall kann aber geltend gemacht werden, dass das Loch, welches der Samenkörper, trotz seiner anziehenden Wirkung auf die braune Dottersubstanz, in dieser harten Eirinde hervorbringt, an Durchmesser mindestens 10mal, an Fläche mindestens 100mal kleiner ist, als die grobe mit einer 0,1 mm dicken Nadel eingestochene Oeffnung, und dass daher die Verminderung des Sonderungswiderstandes an der Eintrittsstelle des Samenkörpers zu gering sei, um entgegen eventuellen Tendenzen zur Sonderung an einem anderen Orte in Betracht zu kommen. Allerdings kann

für die leichtere Theilung an der Durchtrittsstelle des Samenkörpers noch die weitere Beobachtung angeführt werden, dass die Bildung der ersten Furche nicht blos in dem Durchtrittsmeridian, sondern häufig auch auf derselben Seite der schwarzen Hemisphäre anhebt, auf welcher der Samenkörper eingedrungen war. Doch habe ich auch Ausnahmen gesehen, in denen die erste Furchung auf der entgegengesetzten Hälfte des Eintrittsmeridianes begann. Und andererseits sieht man auf Schnitten, welche eine halbe oder viertel Stunde vor dem Beginne der äusserlich sichtbaren Theilung quer zur präsumptiven Furchungsebene durch das Ei gelegt worden sind, dass bereits eine deutliche innere pigmentirte Sonderungsebene des Dotters ausgebildet ist.

Für die Bestimmung der ersten Furche durch die intraovale Verlaufsbahn des Samenkörpers resp. Samenkernes kann geltend gemacht werden, dass dabei durch die Anziehung des pigmentirten feinkörnigen Dotters, welcher als Pigmentstrasse dem Samenkern folgt, eine bilaterale Symmetrie in der Anordnung der Dottersubstanz hervorgebracht wird, die zugleich bestimmend wirke für die Lage der Medianebene des bilateral-symmetrischen Embryo. Daran ist umsomehr zu denken, als bei der durch zwangsweise Schiefstellung des Eies entstehenden künstlichen bilateralen Symmetrie der inneren Anordnung der Dottersubstanzen die Medianebene des Embryo fast immer in die Richtung der Symmetrieebene zu liegen kommt. Auch haben wir oben gesehen, dass die erste Furchungsebene die Pigmentstrasse der Länge nach theilt.

Für die bestimmende Wirkung des dritten unterschiedenen Vorganges, der Copulation der beiden Vorkerne, in seiner Richtung auf die Richtung der ersten Theilung des Eies ist bis jetzt blos anzuführen, dass die erste Furchungsebene auch das centrale Ende der Pigmentstrasse, dessen Verlaufsrichtung, wie ich mich mehrfach an vor der Furchung geschnittenen Eiern überzeugen konnte, auch die Richtung der Copulation beider Vorkerne andeutet, der Länge nach theilt.

Bei normaler Einstellung des Eies vollziehen sich, wie die Schnittbilder zeigen, alle diese drei Vorgänge innerhalb derselben, zugleich durch die Eiaxe gehenden senkrechten Meridianebene, und diese wird, wie wir sahen, zur ersten Furchungsebene. Daher ist eine Unterscheidung der Wirkungsweise jedes einzelnen dieser eventuellen Faktoren in diesen Fällen nicht möglich.

Mein Bestreben war daher darauf gerichtet, diese Coincidenz gestört aufzufinden: und es gelang mir in der That, an einigen Eiern festzustellen, dass die erste Furche nicht durch die Eintrittsstelle des Samenkörpers selber, sondern mehr oder weniger dicht an derselben vorbei ging. Hierbei waren zugleich zwei verschiedene Fälle zu unterscheiden: Die Furchungsebene verlief parallel neben der Pigmentstrasse und letztere führte dann in die Nähe von einem der beiden Furchungskerne; die Copulation hatte also an diesem stark exaxial gelegenen Orte stattgefunden, aber die Theilung war wie gewöhnlich durch die Eiaxe, jedoch der Copulationsrichtung parallel, erfolgt (Fig. 2). Im zweiten Falle stand die Pigmentstrasse schief zur Furchungsebene, lief aber mit ihrem centralen Ende ihr parallel aus (Fig. 3).

Die Begrenzung der ersten Furche stellt auf den parallel zu ihr durch sie geführten Schnitten eine schräge, durch gleichmässige, dichte Pigmentirung ausgezeichnete und durch zwei scharfe, einfach gebogene Contouren begrenzte Fläche an der schwarzen Randseite des Schnittes dar; die Stelle der Furche ist also an den Schnitten noch vollkommen deutlich zu erkennen. (N. B. Dies ist aber blos dann der Fall, wenn das Ei bei dem zum Zwecke der Abtödtung und der leichteren Entfernung der Gallerthülle nöthigen Erhitzen nicht über 80° C. erwärmt worden ist; andernfalls schrumpft und faltet sich die Eioberfläche, und die Furche ist selbst für die Loupenbetrachtung kaum mehr sichtbar. Auch darf man, um diese schräge Fläche noch deutlich an den Schnitten sehen zu können, vor dem Einbetten nicht zu viel Farbe in die Furche geben, weil diese wegen ihrer Opacität sonst dieses wichtige Merkmal unsichtbar macht.)

Da am Ende der Laichperiode vielfache Abnormitäten auftreten, so schnitt ich auch in dieser Zeit befruchtete Eier parallel der ersten Furche und war so glücklich, mehrere Eier zu finden, bei denen diese Furche weder durch die Eintrittsstelle des Samenkörpers, noch durch die sich anschliessende Strecke der Pigmentstrasse hindurchging. Die Pigmentstrasse verliess in diesen Fällen die Meridianebene der Eintrittsstelle sogleich und vollzog allmählich eine seitliche Abweichung von 40—50°, um dann erst der Eiaxe zuzustreben, und nur diese Endstrecke des Verlaufes des Samenkörpers fiel in die Richtung der ersten Furchungsebene (Fig. 4).

Um die Bedeutung dieser Abweichungen von der Regel zu erkennen, ist es zunächst nöthig zu wissen, warum normaler Weise die unterschiedenen drei Vorgänge innerhalb derselben Meridianebene sich vollziehen. Diese Coincidenz ist, wie ich fand, eine Folge des eigenthümlichen Mechanismus der Copulation; und wir müssen daher diesen zunächst etwas genauer kennen lernen.

Die Angaben über die speciellen Vorgänge der Copulation der Vorkerne im Froschei seitens der früheren Beobachter sind nur mehr gelegentliche, da es sich bei den Untersuchungen dieser Autoren zunächst darum handelte, überhaupt die Thatsache dieser Copulation festzustellen. Ch. van Bambecke, der Entdecker der Thatsache, dass bei den Amphibien der Weg des Samenkörpers im Ei sich durch eine nachgezogene Pigmentstrasse markirt, sagt in seiner ersten diesbezüglichen Arbeit[1]) von der Pigmentsrasse des Samenkörpers von Triton und Axolotl: „La longueur de celui-ci, y compris son renflement terminal, sa direction varient. Cette dernière est généralement rectiligne, quand le conduit est court, mais celui-ci se prolonge-t-il davantage, sa direction est celle d'une ligne courbée ou d'une ligne brisée; d'autres fois on observe une disposition en spirale ou ondulée limitée à une partie du conduit ou se montrant sur tout son trajet; ce dernier état était surtout évident sur un oeuf de Triton helveticus (fig. 11). Nous avons trouvé comme plus grande longueur des conduits, en mesurant une ligne menée de la base à l'origine de la dilatation nucléaire, 264 μ, soit à peu près le quart du diamètre de l'oeuf. Toute fois, par suite de la courbure des conduits, leur extrémité interne est plus rapprochée de la périphérie que du centre du globe vitellin. Leur largeur, généralement plus considérable à la base (16 μ), diminue après un trajet plus ou moins long, pour conserver alors le même diamètre (en moyenne 8 μ) jusqu'à la dilatation terminale."

In einer spätern Arbeit[2]) giebt van Bambecke an: „Le trajet de la traînée pigmentaire des Urodèles est généralement

---

1) Ch. van Bambecke, Sur les trous vitellins que présentent les oeufs fécondés des Amphibiens, Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 2me série. T. XXX 1870, p. 65.

2) Derselbe, Recherches sur l'embryologie des Batraciens. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. 2me série. T. LXI 1876. p. 27.

représenté par une ligne brisée"; und fügt bezüglich der Kröte hinzu: „On y remarque en effet une ligne à trajet également brisé, plus foncée que la masse triangulaire qu'elle traverse."

Wir finden in diesen Angaben die wesentlichen Bestandtheile des Verlaufs schon mit enthalten; aber einmal fehlt die ursächliche Beziehung der beobachteten Verschiedenheit auf die Lage der Eintrittsstelle des Samenkörpers, andererseits sind einige seiner Beobachtungen offenbar an abnormen Eiern gemacht. Er fand wiederholt mehrere solcher Pigmentstrassen im Ei, während ich in etwa 100 geschnittenen Eiern dies blos einmal beobachtete und dies Ei stammte vom Ende der Laichperiode, wo Abnormitäten sehr häufig sind[1]). Zu diesen gehört auch, wenigstens meinen Erfahrungen am Froschei nach, der spiralig gewundene Verlauf der Pigmentstrasse. Ebenso deutet sein Befund eines zweiten, wurstförmig gebogenen Pigmentzuges im Ei der Kröte (Crapaud commun) auf Befruchtung unter schiefer Zwangslage des Eies hin, was um so leichter der Fall gewesen sein konnte, als die Distinktion der Zwangslage von der freien Einstellung erst sieben Jahre später, durch Pflüger, gemacht worden ist.

Bezüglich der Eintrittsstelle des Samenkörpers in das Ei macht O. Hertwig[2]) folgende Angabe: „Bei Rana temporaria erfolgt der Eintritt des befruchtenden Spermatozoon in den Dotter stets am schwarzen Pol zur Seite des schleierförmig ausgebreiteten Excretkörpers auf der vom Eikern abgewandten Eihälfte." Soweit durch diese letztere Angabe die Befruchtungsrichtung schon vor der Befruchtung selber als normirt anzusehen wäre, ist sie schon durch meine vorstehend mitgetheilten Versuche widerlegt. Ich kann

1) Meine Untersuchungen bestätigen also die Angaben von O. Hertwig und Born, dass normaler Weise blos ein Samenkörper in das Ei eindringt. Treten aber mehrere Samenkörper ein, so zeigt entweder blos der erste oder gar keiner den unten zu schildernden typischen intraovalen Verlauf. Es ist von hohem Interesse wohl auch für die Pathologie der menschlichen Entwickelung und besonders für die Beurtheilung der Ursachen der Sterilität, dass so leicht qualitative Veränderungen des Eies entstehen, welche die Entwickelungsfähigkeit desselben aufheben oder in abnorme Bahnen lenken.

2) O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies Zweiter Theil. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877. pg. 82.

noch hinzufügen, dass ich an geschnittenen Eiern, selbst bei ungewöhnlich grossem Abstand des Eikernes von der Eiaxe, den Samenkörper manchmal auf derselben Eihälfte von noch weit über den Eikern hinaus seitlich gelagerten Punkten habe eindringen sehen. Daraus und aus Beobachtungen an vielen anderen normal befruchteten und gestellten Eiern geht zugleich hervor, dass der Samenkörper mit seinem Eintritt auch nicht an die nächste Umgebung des am oberen Ende der Eiaxe gelagerten Excretkörpers gebunden ist. Wohl aber spricht sich sehr deutlich eine Prädisposition für den Eintritt in der Nähe dieses oberen Endes der Eiaxe aus. Diese Prädisposition muss um so stärker sein, als bei der an diesen Eiern vorgenommenen Einzelbefruchtung für jedes derselben der Same nur spärlich, kaum bis zur Benetzung der unteren zwei Drittheile des Eies zugegeben wurde, sodass die gegen die Mitte des schwarzen Poles hinstrebenden Samenkörper die Gallerthülle in schiefer Richtung durchsetzen, also einen weiteren Weg zurücklegen mussten, als die den unteren Theilen zustrebenden. Da bei stark schief aufgesetzten Eiern dieses Verzögerungsmoment wegfiel, so wunderte ich mich nicht, bei ihnen in noch evidenterer Weise diese Prädilektion ausgesprochen zu finden; wenn schon die genaue Beurtheilung der Eintrittsstelle infolge der Zusammenstauung der braunen Rinde nach aufwärts an Eiern in schiefer Zwangslage oft erschwert, manchmal unmöglich gemacht ist. Andererseits habe ich nur selten gesehen, dass die Pigmentstrasse den oberen weissen Dotter durchsetzte; somit scheint der Eintritt in der Mitte des schwarzen Poles durch die Darunterlagerung dieses weissen Dotters erschwert zu werden. Diese Beobachtungen an nicht localisirt befruchteten Eiern bestätigen also die eben von mir geäusserte Vermuthung, auf welche ich meine zweite Methode der localisirten Befruchtung gründete; und es müsste Verwunderung erregen, dass es mir bei der ersten Methode gelungen ist, auf andere Weise eine Prädilektion zu schaffen, wenn nicht bei senkrechter Einstellung diese erste Methode zugleich immer auch mit der Benutzung dieser Art Prädilektion verknüpft gewesen wäre, indem an der Einschnitt- oder Einstichstelle der Samen zugleich auch am weitesten in die Höhe und so der Mitte der schwarzen Hemisphäre am nächsten kam, und wenn ich nicht bei der localisrten Befruchtung schief gestellter Eier stets besonders tief, bis etwa zur Mitte der Dicke der Gallert-

hülle, eingeschnitten hätte. Aber der Mittelpunkt der schwarzen Hemisphäre scheint zum Eintritt nur wenig geeignet zu sein, denn nur selten sah ich die Pigmentstrasse des Samenthieres den unter den mittleren Theile der schwarzen Rinde gelegenen weissen Dotter (Fig. 5, *ob. w.*) durchsetzen.

Ueber den Verlauf des Samenkörpers im Ei macht O. Hertwig keine besondere Mittheilung. Born's bezügliche Angaben beziehen sich auf Eier in künstlicher Schieflage und auf Bastardbefruchtung, sind daher für unseren Zweck der Feststellung der wesentlichen Vorgänge des normalen Copulationsmechanismus gleichfalls nicht zu verwerthen.

Die genauere Beobachtung des Verlaufes der Pigmentstrasse des Samenkörpers bei verschiedenen Lagen der Eintrittsstelle desselben liess einen aus zwei typisch verschiedenen Vorgängen sich zusammensetzenden Mechanismus der Zusammenführung der beiden Vorkerne erkennen. Sehen wir von der extraovalen Bahn des Samenkörpers durch die Gallerthülle zum Ei ab, so ist als erster besonderer, wohl durch besondere Kräfte bedingter mechanischer Akt der Befruchtung des Froscheies die Durchbrechung der starren Eirinde durch den Samenkörper und der sich anschliessende erste intraovale Verlauf zu unterscheiden. Letzterer führt den Samenkörper tief in das Ei hinein, in einer meist graden Richtung, welche annähernd rechtwinklig zur Tangente der Eintrittsstelle der Peripherie steht, jedoch mit einigen typischen Variationen (vergl. Fig. 6—11). Genauer könnte man nämlich sagen: der erste intraovale Verlauf des Samenkörpers strebt geraden Weges der Eiaxe zu, da die Bahn fast mit wenigen Ausnahmen in der durch die Eintrittsstelle und durch die Eiaxe gegebenen Meridianebene gelegen ist. Aber der Zielpunkt der Bahn ist sehr verschieden gelegen. Beim Eindringen in der Nähe der Mitte des schwarzen Poles liegt er manchmal am unteren Ende der Eiaxe (oder gar ausserhalb des Eies, also in der Verlängerung der Axe); während er bei seitlicher, dem Aequator genäherten Eintrittsstelle dem Eicentrum näher liegt.

Charakteristisch ist es für diese Verlaufsstrecke, dass die Richtung derselben noch keine direkte Beziehung zum Eikern erkennen lässt, sodass die erste Bewegung des Samenkörpers als reine Penetrationsbewegung in den Zellleib des Eies, in den Dotter sich charakterisirt.

Manchmal stellt der Anfangstheil der Pigmentstrasse einen breiten Pigmentkegel dar, in welchem es schwer ist, die eigentliche Bahn des Samenkörpers zu erkennen. Ich nahm alsdann für letztere die Linie dichtester Pigmentanhäufung, welche auch gewöhnlich der Kegelaxe nahe lag. Diese grosse Pigmentanhäufung um den Anfangstheil der Bahn des Samenkörpers findet sich besonders gegen Ende der Laichperiode der Species; und sie geht da manchmal so weit, dass die Continuität der braunen Rinde zerrissen wird und Extraovate entstehen, sodass also zum Theil dieselben Vorgänge auftreten, wie sie Born bei Bastardirungen häufig angetroffen hat. Gegen das Ende der Laichperiode muss entweder die Pigmentsubstanz des Eies sehr beweglich werden, oder die dieselbe bewegenden Kräfte müssen sich erheblich verstärken.

In anderen Fällen ist die Pigmentstrasse schon von Anfang an dünn; manchmal auch beginnt sie schief zur Oberfläche und erlangt erst im weiteren Verlauf die geschilderte annähernd radiäre Richtung; es wird dann zweifelhaft, ob hier noch das primäre Verhalten vorliegt oder ob nachträgliche Verschiebungen stattgefunden haben.

Die Länge dieser Penetrationsbahn des Samenkörpers variirt unter normalen Verhältnissen relativ wenig, und da uns die Berücksichtigung dieser Länge dem wahrscheinlichen, aktuellen Ziel der Bewegung näher führt, so seien hier einige an Eiern von Rana fusca angestellte Messungen derselben mitgetheilt.

Zeit nach der Befruchtung	Länge der Eiaxe. mm	Querdurchmesser des Eies. mm	Länge des Penetrations-Bahn. mm	Mittlerer Abstand der Copulations-Bahn von der Oberfläche des Eies mm
1 h. 40 Min.	1,55	1,52	0,292	0,390
„	1,53	1,66	0,275	0,357
„	1,56	1,53	0,325	0,390
2 h. 40 Min.	1,46	1,56	0,290	0,390
„	1,13	1,49	0,260	0,340
„	1,36	1,49	0,292	0,390
„	1,20	1,46	0,260	0,325
„	1,30	1,36	0,292	0,325
„	1,20	1,59	0,260	0,325
„	1,49	1,65	0,357	0,390

Zeit nach der Befruchtung.	Länge der Eiaxe. mm	Querdurchmesser des Eies. mm	Länge der Penetrations-Bahn. mm	Mittlerer Abstand der Copulations-Bahn von der Oberfläche des Eies. mm
2 h. 40 Min.	1,56	1,56	0,357	0,390
„	1,36	1,40	0,325	0,390
„	1,43	1,56	0,455	0,420
„	1,43	1,49	0,260	0,420
„	1,36	1,43	0,260	0,450
„	1,49	1,56	0,390	0,487

Die Variationen in der Länge der Penetrationsbahn des Samenkörpers bewegen sich also trotz der um $^1/_4$ wechselnden Eigrösse nur zwischen 260 und 390 μ, nur einmal werden 455 μ erreicht. Dieser Fall, wie die ihm benachbarten der letzten sechs Eier der Tabelle betrifft stark dem Aequator genäherten Eintritt des Samenkörpers,

Dieser erste Verlauf führt den Samenkörper immer annähernd derselben Schicht des feinkörnigen Dotters zu. Bei Rana fusca ist diese Schicht deutlich braun gefärbt und stellt die obere Schicht des centralen braunen Dotters dar (siehe K. Sch. Fig. 5). Da dieser centrale braune Dotter oben mit dem braunen Seitendotter (br. S. Fig. 5) ringsum zusammenhängt, so kann man diese Schicht auch als Verbindungsschicht des braunen Seitendotters ansehen. Sie liegt zugleich unterhalb des oberen weissen Dotters und kann bei mächtiger Entwickelung desselben direkt an diesen angrenzen. In den Erläuterungen der schematischen Figur 5 der Abbildung einer durch die Eiaxe gelegten Meridianebene des Eies von Rana fusca war ich genöthigt zum Zwecke genauerer Bezeichnung einige neue Termini einzuführen. An die Stelle des von Born[1]) als „heller Innenfleck“ bezeichneten Theiles, welcher unter der Mitte der braunen, daselbst verdünnten festen Eirinde liegt, führe ich den mehr die Substanz und ihre Lage bezeichnenden Namen „oberer weisser Dotter“ ein und habe ihn oben bereits entsprechend verwendet; dieser Dotter ist feinkörnig, halbflüssig und, wie sich ausser durch seine Lage im senkrecht eingestellten Eie auch noch durch seine Umlagerungen bei schiefer Zwangslage ergiebt, von geringerem specifischen Gewicht, als die übrigen innerhalb der Eirinde befindlichen Dottersubstanzen. Die anderen in

der Figurenerklärung gebrauchten Termini sind ohne Weiteres aus der Abbildung verständlich.

Da, wie wir sehen werden, die zweite Strecke des intraovalen Verlaufes des Samenkörpers innerhalb der unter dem oberen weissen Dotter befindlichen Schicht, bis zu welcher der Samenkörper in den Dotter eindringt, gelegen ist; da ferner, sei es vor oder erst während der Befruchtung, der Eikern in dieselbe aufsteigt und auch der durch die Copulation gebildete Furchungskern in ihr gelagert ist und innerhalb ihrer sich theilt, so halte ich es für zweckmässig, dieser wichtigen Schicht einen besonderen Namen, den Namen „Kernschicht des Dotters" beizulegen; ich thue dies, obgleich ich zur Zeit nicht anzugeben vermag, ob sie, abgesehen vom specifischen Gewicht, aus besonders qualificirter Substanz besteht, oder ob die Localisation der genannten Gebilde und Vorgänge auf sie blos dadurch bedingt ist, dass sie den Ort der resultirenden Wirkungen aller auf die Kerne wirkenden Dottertheile darstellt, oder ob der Samenkörper normaler Weise deshalb nur $1/_3$ des Dotterdurchmessers durchläuft, weil seine eventuellen Penetrationskräfte durch die inzwischen erfolgte Umwandlung zum Spermakern (van Bambecke, O. Hertwig) aufgehört haben.

Da bei schiefer Zwangslage des Eies alle die unterschiedenen Eisubstanzen nicht durch ordnende Kräfte in ihrer relativen Lage erhalten werden, sondern sich unter dem Einfluss der Schwere, der Wirkung dieser entsprechend, verschieben, so kann man geneigt sein, solche ordnenden Kräfte überhaupt nicht als wesentlich bei der Erhaltung der normalen Anordnung des Eies nach der fertigen Bildung desselben betheiligt anzusehen, und anzunehmen, dass während der Bildung die Anordnung derart getroffen worden sei, dass die Schwere bei normaler Stellung des Eies diese Anordnung allein erhalte. Dem entsprechend sei dann anzunehmen, dass die Lage der Kernschicht des Dotters blos durch das specifische Gewicht derselben bedingt sei, und dass auch nur aus einer Uebereinstimmung der specifischen Gewichte die Kerngebilde ihren Platz in ihr nehmen. Gegen eine solche einfache Art der Erhaltung der inneren Anordnung lassen sich aber schon gegenwärtig einige Gründe anführen, so z. B. der Umstand, dass die unbefruchteten Eier trotz der meist im Ovarium und im Uterus vorhandenen, Wochen, ja Monate lang dauernden Zwangslage in schiefer Stellung nur sehr geringe Umordnungen durch die Schwer-

kraft erleiden und dass, wie ich in Beitrag 3 pag. 19 gezeigt habe, während der Befruchtung Umordnungen vor sich gehen, welche der Wirkung der Schwere entgegengesetzt sind. Wir müssen also wohl im unbefruchteten wie auch noch mehr im befruchteten Eie Ordnung erhaltende resp. neu ordnende Kräfte als wirksam annehmen, welche aber unter Umständen sich schwächer erweisen, als die Wirkung der Schwere auf die Eitheile von ungleichem specifischen Gewichte.

Ueber die eigenthümliche dynamische Bedeutung der unterschiedenen Kernschicht des Dotters ist daraus noch kein bestimmteres Urtheil zu entnehmen, als dass sie nicht blos durch das Specifische ihrer Bestandtheile ihre Lagerung erhält und zum Aufenthaltsort der Kerngebilde wird.

Wenn die erste Strecke vom Samenkörper durchlaufen ist, so wird, meist unter ziemlich schroffer Umbiegung, eine zweite Verlaufsrichtung eingeschlagen, welche den Samenkörper, oder richtiger den inzwischen aus ihm gebildeten Samenkern, graden Weges dem Eikern nähert, und zwar meist ihm direkt zuführt, daher sie nucleopetale Verlaufsrichtung und ihre Bahn die Copulationsbahn heissen soll. In einigen Fällen jedoch war der Samenkern durch seine gerade fortgesetzte zweite Verlaufsrichtung ziemlich dicht, seitlich, ober- oder unterhalb an dem Eikern vorbeigeführt worden, und bei einigen anderen hätte dasselbe geschehen müssen, wenn das Ei nicht zu früh getödtet und die weitere Bahn in der bisherigen Richtung fortgesetzt worden wäre. Letzteren Falles war der Samenkern dem Eikern schon bis fast an das Loth vom Eikern auf die zweite Verlaufsrichtung genähert, ohne dass die Bahn eine Ablenkung nach dem Eikern zu darbot. Ich vermuthe, dass in diesen relativ seltenen Fällen Störungen des normalen Copulationsmechanismus vorlagen.

Die zweite Verlaufsstrecke liegt annähernd parallel dem mittleren Theile der schwarzen Eirinde; daher war es möglich, ihren Abstand von derselben anzugeben, wie es in der Tabelle auf Seite 176 und 177 bereits geschehen ist. Man sieht, dass die Schwankungen dieses Abstandes nur zwischen 0,32 und 0,48 mm. resp. zwischen 27 und 32 % der Eiaxe sich bewegen und die Figuren 6 bis 11 geben eine gute Anschauung davon.

Wenn wir die verschiedenen zweiten Bahnen der Samenkörper aller geschnittenen Eier von Rana fusca zusammennehmen und

uns dabei vergegenwärtigen, dass der Eintrittsmeridian beliebig gewählt werden kann, so können wir alle diese Bahnen zu einer runden Scheibe intregiren, innerhalb deren bei jedem Ei normaler Weise dieser zweite Verlauf sich vollzieht, und diese fällt dann mit dem zusammen, was oben als Kernschicht des Dotters bezeichnet wurde. Da diese Schicht also nicht bis zum Rande des Eies sich erstreckt, so würde sich der Name „Kernplatte" oder „Kernscheibe" mehr für sie geeignet haben, wenn diese Bezeichnungen nicht zu sehr die Vorstellung erweckten, dass das betreffende Gebilde selbst aus Kernsubstanz bestehe, während die Bezeichnung Kernschicht schon eher andeutet, dass es sich blos um den Aufenthaltsort der Kerne handelt.

Der Winkel, den die erste und zweite Verlaufsrichtung miteinander machen, ist ein wesentlich verschiedener je nach der Lage der Sameneintrittsstelle. Ist der Samenkörper in der Nähe der Mitte des oberen Poles eingedrungen, so beträgt er einen Rechten; je näher aber die Sameneintrittsstelle dem Aequator gelegen ist, um so mehr nähert er sich einem gestreckten Winkel, wie gleichfalls die Figuren 6—11 zeigen. Dieses so deutlich ausgesprochene Verhalten war eben die Veranlassung, die Bahn des Samenkörpers in der angeführten Weise in zwei typisch verschiedene Bahnstrecken zu zerlegen.

Die Länge der zweiten Verlaufsstrecke muss nach dem von der ersten Mitgetheilten gleichfalls von der Lage der Eintrittsstelle abhängig sein und mit deren Entfernung von der Mitte des schwarzen Poles wachsen.

Die Umknickungsstelle der Bahn in Fig. 11 bei seitlicher Eintrittsstelle des Samenkörpers bezeichnet meiner Auffassung nach den äussersten Rand der „Kernschicht". Die Pigmentstrasse erstreckt sich an der Umknickungsstelle vom ersten zum zweiten Verlauf manchmal auch etwas nach der der zweiten Verlaufsrichtung entgegengesetzten Seite, und andererseits eilt sie dem Samenkörper manchmal etwas voraus. Letzteres sah ich indess blos in einigen wenigen Fällen, in denen die beiden Vorkerne einander schon sehr nahe waren, so dass man an eine anziehende Wirkung des Eikernes auf die Pigmentsubstanz denken kann. Dies ist um so mehr berechtigt, als sich in manchen Eiern eine zweite, aber nur kurze Pigmentstrasse findet, welche von der Mitte des schwarzen Poles, also von der Ausstossungsstelle der Pol-

körper aus radiär in den weissen oberen Dotter sich erstreckt und daher vielleicht als Pigmentstrasse des rückkehrenden Eikernes aufzufassen ist.

Die Lagerung des Eikernes angehend, so fand ich ihn gewöhnlich etwas oberhalb des Centrums des unbefruchteten Eies, im Mittel $^1/_5$ des Eiradius nach oben vom Centrum gerückt, sodass er also noch $^4/_5$ Radius von der Mitte des schwarzen Poles entfernt blieb. Seine Exaxialität betrug gewöhnlich nur $^1/_{30}$ bis $^1/_{20}$ des Querdurchmessers des Eies, einmal aber fand ich sie auf $^1/_4$ vergrössert.

Zur Zeit der Copulation dagegen befindet sich der Eikern stets in der $^1/_5$ bis $^1/_4$ Eiradius höher gelegenen „Kernschicht“, zu welcher er also während der Befruchtung wieder aufgestiegen sein muss. Die Kernschicht muss man sich, nach den vorkommenden Variationen in der Lage der beiden Kerne während der nucleopetalen Bewegung des Samenthieres, als etwa $^1/_5$ Eiradius dick vorstellen; und es wird in dieser Schicht der Eikern bald oberhalb, bald unterhalb des Spermakernes gelagert gefunden.

Unentschieden muss es zunächst bleiben, ob nicht doch normaler Weise noch eine dritte besondere Verlaufsstrecke des Samenkörpers resp. Samenkernes zu unterscheiden ist, oder ob die wenigen Fälle, in denen die zweite Strecke an dem Eikern vorbeiführte, als pathologische, sei es durch abnorme Widerstände oder Strömungen der Dottersubstanz bedingte, aufzufassen sind. Bei schiefer Zwangslage des Eies sieht man sehr häufig die Pigmentstrasse eine dritte, rückläufige Strecke darbieten; und wenn auch diese zweite Biegung der Pigmentstrasse zum Theil erst nachträglich durch die Strömung hervorgerufen sein kann, so kann diese Erklärung bei genauer Beurtheilung der speciellen Strömungsverhältnisse doch oft nur für einen Theil derselben in Anspruch genommen werden, während es unzweifelhaft ist, dass der Samenkörper häufig durch die Strömung erfasst und von ihr zunächst am Eikern vorbeigeführt wird, so dass dann erst eine rückläufige Bewegung zur Copulation führt.

Ausserdem aber spricht in hohem Maasse für die direkte nucleopetale Tendenz der zweiten Strecke die Beobachtung, dass in den allerdings nur seltenen Fällen von schiefer Zwangslage, wo der Samenkern auch am Ende seiner zweiten Bahn nur innerhalb einer schwachen Strömung zu verlaufen hat, diese zweite Strecke deutlich eine rein nucleopetale, manchmal der Strömung

direkt entgegenlaufende Richtung darbietet, trotz der stattgehabten starken Umordnung der verschiedenen Dottersubstanzen, insbesondere auch der Kernschicht; ein Verhalten, welches deutlich erkennen lässt, dass er nicht etwa der Spitze des weissen oberen Dotters oder der ihr benachbarten Substanz der Kernschicht folgt, welche letztere ja normaler Weise der Sitz des Eikernes und damit auch der Ort ist, gegen welchen die zweite Strecke des Samenkörpers gerichtet ist. Und da bei normaler Stellung des Eies das Vorbeigehen des Spermakernes am Eikern doch nur selten ist, so ist es wohl richtiger, dieses Vorkommniss auch unter diesen Verhältnissen als durch abnormale Umstände bedingt aufzufassen und keine dritte Verlaufsbahn des Samenkörpers, resp. seines Derivates des Samenkernes, als normalen Bestandtheil des Copulationsmechanismus anzunehmen.

Es scheint, dass die nucleopetalen Kräfte der Vorkerne in verschiedenen Eiern sehr verschieden sind, sowohl an Itensität und Ausdehnung wie auch in der Zeit, in der sie wachgerufen werden. Vielleicht auch kommt den nach Hertwig im Dotter vertheilten Theilen des Keimbläschens in manchen Fällen eine anziehende Wirkung auf den zum Spermakern modificirten Kopf des Samenkörpers zu.

In einigen Fällen war aus der Richtung der Längsaxe des Eikernes und der Anordnung der umgebenden Dottertheile zu erschliessen, dass auch der Eikern eine wenn auch nur kleine, das Doppelte seiner Länge betragende Bewegung vollzogen hatte.

Ueber die Ursachen dieser beiden typischen Verlaufsrichtungen des Samenkörpers im Ei kann ich zur Zeit keine Angaben machen. Doch hoffe ich durch die Untersuchung künstlich deformirter Eier und unter Berücksichtigung der Eventualität, dass der Beginn der nucleopetalen Verlaufsrichtung vielleicht mit der Vollendung der Umwandlung des Kopfes des Samenkörpers zum Spemakern zusammenfällt, einige Aufschlüsse gewinnen zu können.

Es sei noch erwähnt, dass auch von der typischen Richtung der ersten Strecke Abweichungen, zumal kleine, nicht selten vorkommen. Dieselben variiren bei verschiedenen Eiern um die typische radiäre Richtung als Mittellage nach beiden Seiten, also axifugal und axipetal, treten aber, wie es scheint, nur selten aus der Meridianebene der Sameneintrittsstelle seitlich heraus.

Als ein dritter besonderer Akt wird vielleicht die Copulation

im engeren Sinne, die Vereinigung der bereits bis zur Berührung genäherten Kerne zu einem einzigen Kerne, sofern solche Vereinigung entgegen den Beobachtungen van Beneden's an Ascaris megalocephala beim Frosch vorkommt, einschliesslich der speciell für diese Vereinigung, oder richtiger für die nächste Theilung, nöthigen vorbereitenden Umänderung in der Struktur und Beschaffenheit der noch isolirten Kerne, zu unterscheiden sein. Ueber die hierher gehörigen Vorgänge habe ich am Froschei keine sichere Kunde gewinnen können. Ich kann blos angeben, dass ich in einigen Fällen in dem Spermakern, als er dem Eikern schon sehr nahe war, Gebilde wie die Chromatinschleifen einer zerstörten Kerntheilungsfigur sah. Da die Präparate nicht für den Zweck derartiger Beobachtungen vorbereitet waren, so konnte ich keine Gewissheit darüber erlangen, ob hier analoge Vorgänge bei der Copulation sich in den Kernen abspielen, wie sie bei Ascaris megalocephala vorkommen, deren Kenntniss wir van Beneden verdanken.

Wenn nun auch unsere Kenntniss der einzelnen Copulationsvorgänge und ihrer Ursachen noch sehr gering ist, so genügt doch die gewonnene Kenntniss der typischen Natur dieser Vorgänge wenigstens für unsern nächsten Zweck, für die Erklärung der in der Regel stattfindenden Coincidenz des Sameneintrittsmeridians mit dem Verlaufs- und dem Copulationsmeridian und ebensowohl auch für die Erklärung der gelegentlichen Störung dieser Coincidenz.

Da der Samenträger zunächst radiär eindringt, so hat er die Richtung gegen die Eiaxe hin, er bewegt sich also innerhalb der durch die Eintrittsstelle und die Axe gegebene Meridianebene. Wenn er nun umbiegt, um direkt dem Eikern zuzustreben, so wird er diese Ebene nicht zu verlassen brauchen, sofern der Eikern selber innerhalb dieser Axe gelegen ist.

Dies ist nun nach meinen Messungen allerdings gewöhnlich nicht genau der Fall; aber ich fand die Abweichungen meist so gering, blos $^1/_{15}-^1/_{20}$ des Eidurchmessers betragend, dass die dadurch entstehende Abweichung aus der Eintrittsmeridianebene in die Fehlerbreite unserer Beobachtungen fällt und daher nicht bemerkbar wird. Wir haben es ja hier mit einem blos 1,5 mm grossen, nur annähernd runden und auch im Innern nur annähernd mit Rotationsstruktur versehenen Gebilde zu thun, dessen Eiaxe also

gar nicht genau bestimmt werden kann. Die Pigmentstrasse des Samenkernes ist auch manchmal sehr dick und in ihrer braunen Substanz ungleich dicht, und stellenweise wie in Diffusion gegen den Nachbardotter begriffen, so dass ihre Mittellinie undeutlich wird. Dazu kommen noch die unvermeidlichen Fehler bei der beabsichtigten derartigen Einstellung des Eies auf dem Mikrotom, dass die Schnittebene parallel der Furchungsebene liege. Uebrigens ist auch bei normaler Einstellung die Furchungsebene häufig gar nicht genau eine Meridianebene. Es kommen also eine grosse Zahl kleiner Abweichungen vor, die erst bei beabsichtigten Annäherungen zweiten Grades eingehende Berücksichtigung finden können.

Ist jedoch die seitliche Abweichung des Eikernes aus der Eiaxe eine grössere, wie es bei längerer Retention der Eier im Uterus infolge verspäteter Brunst vorzukommen scheint und leicht erklärlich ist, so wird die seitliche Abweichung der zweiten Strecke aus der Meridianebene der Eintrittsstelle auch entsprechend grösser. Die Winkelgrösse dieser Ablenkung ist natürlich zugleich abhängig von der Entferung, in welcher schon die rein nucleopetale Bewegung beginnt. Je grösser diese Entfernung, um so kleiner ist ceteris paribus dieser Winkel, wie die Figuren 12 und 13 zeigen.

Ausnahmen von der Coincidenz können natürlich auch entstehen, wenn eine andere Abweichung von dem normalen Verlaufe der Copulation vorkommt, wenn, wie z. B. in dem ersten von mir beobachteten Falle, der Samenkörper nicht radiär, sondern stark seitlich aus der Eintrittsmeridianebene abgelenkt seine erste Bahn zurücklegt, ferner wenn die zweite Strecke aus unbekannter Ursache den Spermakern zunächst seitlich an dem Eikern vorbeigeführt hat, oder wenn besondere Kräfte die Kerne während der letzten Copulationsphase oder den durch sie gebildeten Furchungskern nachträglich herumdrehen, wofür wir weiterhin Beispiele kennen lernen werden.

Für die bisher erwähnten, bei normaler Stellung der Eiaxe vorgekommenen Ausnahmen war es also nicht nöthig an Ursachen der letzteren Art zu appelliren; sondern wir sahen im Gegentheil die erste Furchungsebene mit der Endstrecke der Verlaufsrichtung des Spermakernes gegen den Eikern zusammenfallen. Da somit die Coincidenz der Furchungsebene mit den oben erwähnten Momenten sich in diesen Fällen auf den letzten Theil der Bahn des Samenkörpers beschränkt zeigt, so sind wir berechtigt, die ersteren,

wenn sie überhaupt einen bezüglichen Einfluss ausüben, so doch als minderwerthig gegenüber dem letzteren Momente aufzufassen und zu sagen:

Die specielle Richtung der ersten, stets senkrecht stehenden, Theilungsebene des Froscheies wird bei zwangloser Einstellung des Eies durch die Richtung der Copulationslinie der beiden Vorkerne bestimmt und steht derselben parallel oder geht durch diese Linie selber hindurch.

Zerlegen wir dies Ergebniss behufs Erörterung seiner speciellen Bedeutung, so sind zunächst zwei Componenten zu unterscheiden: Die Theilung des Furchungskernes und die Dottertheilung. Für den Kern lautet der Satz:

Die Richtung der ersten Theilung des Furchungskernes wird durch die Copulationsrichtung der Vorkerne bestimmt und erfolgt in der der Copulationsrichtung parallelen vertikalen Meridianebene des Eies.

Zerlegen wir zunächst diesen Befund des Weiteren.

Die Copulationsrichtung ist reell durch diejenige Linie gegeben, innerhalb deren sich die Massenmittelpunkte beider Vorkerne während der Copulation gegeneinander hinbewegen; dieselbe ist vorstehend als „Copulationslinie“ bezeichnet worden. Da die Theilungsstelle eines körperlichen Gebildes nicht blos eine Linie, sondern eine Fläche darstellt, so fehlen bei gegebener Copulationslinie, in deren Richtung die Theilung erfolgen soll, für die Theilung noch drei bestimmende Momente: die Gestalt der Theilungsfläche, die genauere Richtung und der Ort dieser Fläche. Die Gestalt der Theilungsfläche ist unter normalen Verhältnissen die Ebene; der Nützlichkeitsgrund dieser Gestalt wird weiter unten im Zusammenhang mit anderen Erscheinungen, soweit es angeht, erörtert werden.

Da durch eine gerade Linie unendlich viele verschieden gerichtete Ebenen gelegt werden können, so muss noch ein besonderes Moment die fehlende zweite Richtung bestimmen. Die Entscheidung über diese specielle Richtung ist der Art getroffen, dass die Kerntheilungsebene vertikal steht. Es wird zu untersuchen sein, ob die bestimmende Ursache im Kern selber liegt oder von der Lage der Dottertheile in irgend einer Weise abhängig ist. Es wäre denkbar, dass bei der ersten (und zweiten) Theilung innerhalb des Kernes derartig ungleich schwere Theile sich befänden, dass durch

die Wirkung der Schwere auf dieselben die Theilungsrichtung die senkrechte Richtung erlangte. Andererseits könnte z. B. auch mit Pflüger[1]) und Hertwig[2]) eine besondere Tendenz der Kernspindel, sich in den längsten Durchmesser des Protoplasmas des Bildungsdotters einzustellen, in Anspruch genommen werden, da zu dieser Zeit der durch den Furchungskern gelegte Durchmesser des Bildungsdotters der grösste und in der That der wagerechte ist. Nur spricht gegen die Verwendung dieses Principes, dass ich an linsenförmig deformirten Eiern die erste Furche durch den Linsenäquator gehen sah[3]), so dass die Kernspindel sich also gerade nach der kleinsten Dimension eingestellt hatte.

Die Lagerung der Kerntheilungsebene im Raume ist nicht immer durch die Lage der Copulationslinie gegeben, sondern diese Ebene fällt normaler Weise in eine durch die Eiaxe gelegte vertikale Meridianebene des Dotters. Wenn daher die Copulationslinie nicht die Richtung auf den vertikalen Eidurchmesser hatte, so ist die Kerntheilungsebene der Copulationslinie nur parallel. Die räumliche Lagerung der Theilungsebene des Kernes wird somit vom Dotter bestimmt. Da die Theilungsebene des Kernes bei Halbirung der Masse desselben stets in der Mitte der Kernsubstanz gelegen ist, so ist also anzunehmen, dass der Kern mit seiner immanenten Copulationslinie dieser parallel, sei es vor oder erst während der Theilung, entsprechend im Dotter verschoben wird.

Für das weitere Verständniss ist es nöthig, uns über die Bedeutung einiger Verhältnisse des Kerntheilungsmechanismus klar zu werden. Um Missverständnissen vorzubeugen, ist es zunächst erforderlich, sich den Unterschied in der Bedeutung der Bezeichnungen Theilungsrichtung und Sonderungsrichtung des Kernes klar gegenwärtig zu halten. Da die Theilungsfläche einer Masse den Ort aller bei der Theilung stattgefundenen einzelnen Zusammenhangstrennungen bezeichnet, so ist die Theilungsrichtung durch die Richtung (genauer durch die Richtungen) dieser Fläche gegeben. Die Sonderungsrichtung, reel vertreten durch die Axe der Kernspindel, giebt dagegen die Richtungen an, in

---

1) Arch. f. Physiologie von Pflüger 1884, p. 8.

2) Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII. 1884 und: „Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen.“ Jena 1883.

3) Beitrag 3 zur Entwickelungsmechanik des Embryo, Seite 22.

welcher die beiden Theilstücke von einander entfernt werden; was normaler Weise rechtwinkelig zur Theilungsfläche geschieht.

Da die Kerntheilung nicht nach dem Remak'schen Schema der einfachen Durchtheilung einer einheitlichen Masse erfolgt, sondern einen complicirten, mit Spaltung vieler einzelner fadenartiger Gebilde verbundenen Mechanismus darstellt, so würde von einer einheitlichen Theilungsfläche im eigentlichen Sinne nicht die Rede sein können, wenn nicht für gewöhnlich das in mehrere Stücke zerlegte Kernmaterial vor der eigentlichen Theilung der Art geordnet und die Theilung jedes Stückes der Art vollzogen würde, dass in der That alle diese Theilungen dann in ein und dieselbe Ebene fallen. Es würde aber keine wesentliche Störung hervorrufen, wenn hiervon kleine Abweichungen vorkämen. Erscheint schon dadurch die Richtung der Theilungsebene als nicht das Wesentlichste für die Richtung der Kerntheilung, so spricht sich dies noch mehr dadurch aus, dass der Theilungsvorgang auch nicht mit der Anordnung der zu theilenden Substanz in dieser Ebene beginnt, sondern mit der Verlängerung des Kernes in der Sonderungsrichtung anhebt. Die Sonderungsrichtung ist also das Primäre, Wichtigere, und indem bei der Vorbereitung zu diesem Sonderungsvorgang das Material symmetrisch zu einer rechtwinkelig zu dieser Richtung stehenden Ebene gruppirt wird, erhalten wir als wesentliches Gebilde die Symmetrieebene der Sonderungsmechanismen. Die „Theilungsebene" fällt nun, sofern überhaupt alle Längsspaltungen der Schleifen in derselben Ebene erfolgen, die Schleifen also nicht ein wenig verdreht oder verschoben sind, mit dieser Symmetrieebene der Sonderung zusammen. Dies muss als sehr zweckmässig erscheinen, sofern man die Bedeutung der Kerntheilung nicht blos in einer einfachen mechanischen Zerlegung des Kernmaterials in zwei Stücke, sondern entsprechend der von mir aufgestellten Hypothese [1]) in einer qualitativen Sonderung desselben erblickt. Die specielle Art, wie die vielen verschiedenen Substanzen des Kernes qualitativ von einander gesondert werden sollen, kann je nach dem speciellen Falle eine sehr verschiedene sein, immer aber muss dafür gesorgt sein, dass das geschiedene, qualitativ bestimmte Material jeder Schleife der-

1) W. Roux, Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipzig 1883, und Beitrag 3 zur Entwickelungsmechanik etc., Separatabdruck pag. 26—33.

jenigen Sonderungsseite zugeführt wird, der es zugehört; und dies wird am sichersten geschehen können, wenn es schon vor der Theilung dieser Seite vollkommen zugewendet ist; ist dies aber der Fall, dann wird die Theilungsebene mit der Symmetrieebene der Sonderung identisch sein. Obgleich somit diese Symmetrieebene der Sonderung von den beiden, in Qualität und Ursachen verschiedene Vorgänge bezeichnenden aber normal zusammenfallenden Ebenen die primäre und wichtigere ist, so wollen wir doch den bisher gebrauchten und allgemein angenommenen Ausdruck der Theilungsebene fernerhin für beide Vorgänge im Gebrauche bevorzugen, sofern es sich in der Erörterung nicht um den Sonderungsvorgang an sich handelt.

Der Nutzen des Umstandes, dass die Sonderungsmechanismen von einer Ebene aus nach entgegengesetzten Seiten hin wirken, leuchtet unmittelbar ein; denn es ist selbstverständlich, dass die sondernden Kräfte leichter zu einer Ebene bestimmt orientirt werden können, als zu einer gebogenen Fläche. Gegen diese Ebene nun könnten die sondernden Kräfte in verschiedener Weise wirken, z. B. der Art schief, dass die Sonderung jederseits schief zu dieser Ebene vor sich geht. Dann müssten die Kräfte für die Ueberführung jeder einzelnen Chromatinschleife nach Grösse und Richtung besondere sein, und für jeden anderen solchen Sonderungswinkel müssten alle Kräfte neu normirt werden. Bei rechtwinkeliger Stellung der Sonderungsrichtung zur Symmetrieebene der Sonderung dagegen können die Kräfte alle die gleichen und ihre Anordnung bei allen Kerntheilungen dieselbe sein; der Mechanismus der Kerntheilung ist also dabei der regelmässigste und darum der einfachste, leichteste und sicherste. Und es können bei Constanz dieses Richtungsverhältnisses alle Kerntheilungen mit einem und demselben groben Mechanismus vollzogen werden; natürlich abgesehen von den feineren intramolecularen Sonderungsvorgängen, welche je nach der Natur der qualitiven Materialscheidung die Qualitäten in verschiedener Weise von einander sondern. Die für jeden solchen Individualfall nöthigen speciellen Sonderungseinrichtungen sind dann aber auf das Minimum, eben blos auf das Individuelle des Falles beschränkt, und die grobe Sonderung, die Ueberführung der einzelnen Theilungsprodukte nach den neuen Centren, geschieht mit Hülfe des obigen universellen Ueberführungsmechanismus.

Für die Theilung des Zellleibes sagt unser Gesetz:

Die erste Theilung des Eidotters erfolgt bei zwanglos gehaltenen Eiern gleichfalls in der Richtung der Copulation der Vorkerne. Hierbei treffen wir wieder auf denselben noch vorhandenen Mangel an Bestimmung. Es fehlt noch eine Bestimmung der Richtung, ferner die Bestimmung der Gestalt der Theilungsfläche und der räumlichen Lagerung derselben.

Die Gestalt der Theilungsfläche des Dotters ist (normaler Weise) gleichfalls die ebene; ob aus denselben Nützlichkeitsgründen wie beim Kern, ist nicht zu sagen; doch ist zugleich daran zu denken, dass hier eine einheitliche zusammenhängende Masse zu theilen ist, und dass die Ebene ceteris paribus die kleinste Trennungsfläche darstellt. Die reellen Theilungsursachen sind uns ebenso unbekannt wie bei der Kerntheilung. Die noch fehlende eine Bestimmung für die Richtung der ersten Dottertheilung ist wieder die vertikale, aber nicht analog Pflüger's Auffassung infolge einer geheimnissvollen „differenzirenden" Wirkung der Schwere, sondern blos infolge der Einstellung der, wie ich direkt nachgewiesen habe[1]), ungleich specifisch schweren Dottertheile. Dies ergiebt sich auch daraus, dass bei schiefer Zwangslage die erste Theilungsfläche des Dotters, entgegen Pflüger's Angabe, häufig nicht ganz senkrecht, ja manchmal stark geneigt steht, und auch nicht ganz eben, sondern geknickt, gebogen oder windschief verdreht ist, weil die Umordnung zur Zeit des Auftretens der ersten Furche oft noch nicht beendet ist. Die Lage der so in ihrer Richtung bestimmten ersten Dottertheilungsebene ist normaler Weise durch den Mittelpunkt des Eies gegeben. Bei Zwangslage kommen auch hiervon häufig Abweichungen vor, zumal wenn die zweite Furche zuerst entsteht. Die Ursache dieser Lage muss natürlich im Dotter selber liegen, um so mehr, als diese Ebene nicht durch die Kerntheilungsebene schon gegeben ist, sondern als im Gegentheil der Kern mit seiner immanenten Theilungsebene der Art verschoben wird, dass diese seine Theilungsebene in den ihr parallelen Meridian des Dotters gelangt, welcher Meridian eben zur Theilungsebene des Dotters wird.

---

1) W. Roux, Beitrag 2 zur Entwickelungsmechanik etc. Ueber die Entwickelung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1884 Nr. 6 und 8, sowie 62. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur 1884, p. 84.

Damit sind wir zugleich zu den Ursachen der Coincidenz der Richtung und Lage der Kerntheilungsfläche und der Dottertheilungsfläche gekommen. Da bei normaler Stellung des Eies die beliebig von mir hergestellte Copulationsrichtung mit der Kerntheilungsrichtung zugleich den vertikalen Theilungsmeridian des Dotters bestimmt, so ist letzterer also von ersterer abhängig. Ob die vertikale Richtung der ersten Kerntheilungsebene abhängig von der Einstellung der Dottermassen ist, war zur Zeit nicht zu sagen; dagegen konnte eine solche Abhängigkeit sicherer von der Lage der Kerntheilungsebene zum Dotter angenommen werden. Letztere ist auch in ihrer Nothwendigkeit unmittelbar verständlich, denn für sich muss sich der Kern natürlich innerhalb seiner eigenen Substanz theilen und, so viel wir wissen, geschieht dies stets unter Halbirung, also in der Mitte derselben; wenn aber ausserdem eine Theilung des Zellleibes vor sich gehen soll, so ist die Theilungsfläche des Dotters, als des grösseren, äusseren, aber gleichfalls sich ganz durchscheidenden Theiles natürlich in gewissem Sinne das Bestimmende, sonst müsste durch die Fortsetzung der Dottertheilungsfläche in anderer Lage zum Kern dieser eventuell nochmals mitgetheilt werden.

Nach dieser Zerlegung des gewonnenen Gesetzes in seine einzelnen Bestandtheile und der Erörterung über die Bedeutung einzelner Mechanismen der Kerntheilnng können wir nun zur Erörterung der wahrscheinlichen Bedeutung des Gesetzes, dass die Theilungsebenen des Kernes und Dotters in der Copulationsrichtung gelegen sind, übergehen.

Man kann über die specielle Bedeutung der Copulation des Spermakernes und des Eikernes sehr verschieden denken; jedenfalls wird man annehmen, dass sie in irgend einer Weise wesentlich verschiedene Materialien zusammenbringt, bestehe auch die Verschiedenheit blos darin, dass im einen Kern die individuellen Eigenschaften des Vaters, im anderen die der Mutter potentia mit enthalten sind. Ferner ist unzweifelhaft, dass vor der Verschmelzung diese beiden Massen dicht aneinander gelagert sind. Es könnte nun weiterhin eine vollkommene Vermischung derselben stattfinden, sodass in der Anordnung der verschiedenen Kerntheile jede Beziehung zu der Richtung der Zusammenführung vollkommen aufgehoben würde. Dann würde weder ein mechanischer, noch ein Nützlichkeits-Grund vorhanden sein, zufolge dessen bei der danach eintretenden Sonderung eine bestimmte Beziehung zu dieser ver-

wischten Zusammenführungsrichtung sich herstellen sollte. Wenn trotzdem eine solche Beziehung sich ausspräche, so würden wir annehmen müssen, dass der Grund ein ausserhalb des Kernes, ein im Zellleib gelegener sei. Da wir aber einen solchen Grund nicht kennen, sondern im Gegentheil festgestellt haben, dass die Theilungsebene in keinen constanten Richtungsbeziehungen zu den durch den Samenkörper hervorgerufenen Umordnungen des Dotters steht, so glaube ich diese Möglichkeit abweisen zu müssen. Auf Grund der Thatsache aber, dass eine solche constante Beziehung zwischen der Copulationsrichtung und Kerntheilungsrichtung vorhanden ist, erhebt sich die Wahrscheinlichkeit, dass die Copulation zu keiner vollkommenen Vermischung geführt hat, sondern dass die Copulationsrichtung auch während der beginnenden Kerntheilung in der Anordnung der Substanzen nach der Art ausgesprochen ist, dass dadurch die Theilungsrichtung beeinflusst wird.

Das am Froschei festgestellte Gesetz führt also zunächst zu einer ähnlichen Vorstellung von den inneren Vorgängen der Copulation, wie sie van Beneden[1]) an Ascaris megalocephala gewonnen hat. Dieser ausgezeichnete Beobachter stellte fest, dass bei Ascaris megalocephala während der Copulation der, je vier Chromatinschleifen enthaltenden Vorkerne sich je zwei Schleifen des Spermakernes und je zwei Schleifen des Eikernes zusammenordnen und sich, mit ihnen blos äusserlich vereint, dem Centrum der zugleich gebildeten Furchungskugel zu bewegen; und er nimmt an, dass auch vor oder bei allen späteren Theilungen keine Verschmelzung der beiderlei männlichen und weiblichen Materialien stattfinde.

Aber nicht blos aus dem negativen Grunde, dass bei vollkommener Vermischung der Kernsubstanzen eine feste Beziehung der Theilungsrichtung auf die ganz verwischte Copulationsrichtung widersinnig wäre, können wir eine unvollkommene Vermischung erschliessen; sondern mit dieser letzteren Annahme wird auch zugleich klar, warum die erste Theilung gerade in der Copulationsrichtung, nicht aber rechtwinkelig, oder in constanter Weise schief zu letzterer erfolgt, das soll heissen, welcher Nutzen dieser Einrichtung zukommt. Wenn z. B. bei der Copulation gar keine Vermischung der beiden einander zugeführten Theile stattfindet, sondern jeder Theil sich für sich halbirt und die eine Hälfte desselben mit

1) Ed. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf et la Fécondation. Arch. de Biologie. T. IV. 1883.

einer Hälfte der anderen Substanz auf dieselbe Seite geschafft werden soll, so ist es das Einfachste, dass die Theilung beider gleich in der Conjugationsrichtung erfolge; und zwar aus dem Grunde, weil dann keine nachträgliche Umordnung der Substanzen nöthig ist, denn die Theilstücke liegen dann gleich dem neuen Ziele zugewendet, wie Fig. 14 zeigt. (Darin, sowie in den folgenden fünf Figuren, bezeichnen die mit Feder-Fahnen versehenen Pfeile die Copulationsrichtung, a b die Theilungsebene der beiden bis zu halbkugeliger Abplattung einander genäherten Kerne, die Pfeilspitzen dagegen die Sonderungsrichtung.)

Dies gilt in gleicher Weise, wenn bei der Copulation eine Vermischung der beiden Kernsubstanzen vor sich geht, sofern diese nur so unvollkommen ist, dass noch eine ungleiche Gruppirung der verschiedenen Kernsubstanzen längs der Copulationsrichtung bestehen bleibt (wie Fig. 15 zeigt).

Würde in diesen beiden Fällen die Theilung rechtwinkelig zur Copulationsrichtung erfolgen, also die Sonderung in der Copulationsrichtung sich vollziehen (Fig. 16), so würde natürlich soweit die Vermischung unvollkommen war, die Wirkung der Copulation wieder aufgehoben. Stünde die Theilungsrichtung schief zur Copulationsrichtung, so würde der Effekt sich aus den beiden erörterten Componenten zusammensetzen, und also eine theilweise Wiederaufhebung der vorher erst hervorgebrachten Vermischung sich als die Folge ergeben.

Soll, wie es normal geschehen muss, bei der ersten Kerntheilung das Material beider Vorkerne qualitativ halbirt werden, so kann dies durch jede Ebene, welche durch die Copulationslinie gelegt ist, geschehen, sofern das Material um diese Linie nach allen Richtungen hin gleich beschaffen ist. Ist letzteres nicht der Fall, dann muss es sich der Art ordnen, dass es durch irgend eine dieser Ebenen so geschieden werden kann. Diese Ordnung muss beim Ausbleiben jeder Vermischung sich natürlich in jedem Kerne für sich vollziehen, bei stattfindender Mischung aber kann sie während der Vermischung vor sich gehen.

Soll das Material des durch die Copulation gebildeten Furchungskernes qualitativ ungleich getheilt werden, wie es z. B. bei schiefer Zwangslage des Froscheies geschieht, wo die zweite, die ventrocaudale und die dorsocephale Seite des Embryo scheidende Furche häufig zuerst entsteht, oder wie es z. B. auch bei Ascaris

normaler Weise vorkommt, dann erweist sich wiederum unser Theilungsmodus als der beste, d. h. der einfachste. Hierbei soll nach beiden Seiten verschiedenes Material kommen. Tritt gar keine Vermischung ein, so muss sich in jedem einzelnen Kerne das Material der richtigen Seite des Dotters zuwenden; so in Fig. 17 von dem hellen Kern z. B. das grobkörnige und im dunklen Kern das braun pigmentirte Material nach derselben Sonderungsseite. Liegt diese rechtwinkelig zur Copulationsrichtung, wie in Fig. 17, erfolgt also die Theilung selber in der Copulationsrichtung, so vollzieht sich, wie man sieht, der Akt wieder möglichst einfach, da die beiden Kernmaterialien alsdann ihrem Ziele schon zugewendet liegen. Sollte aber die Theilung rechtwinkelig zur Copulationslinie, die Sonderung also in dieser Linie erfolgen, so würde, wie Fig. 18 zeigt, der Effekt der Copulation einfach wieder aufgehoben, auch wenn das Material jedes Kernes sich der richtigen Seite zugewendet hätte. Sollte dieser Effekt vermieden werden, so müssten die beiden an einander liegenden Schichten des braunen und des feinkörnigen Materiales erst ihren Platz total vertauschen, um zu der Anordnung Fig. 19 zu gelangen; dies würde aber nicht ohne Zeit und Kraft kostende Umstände zu erreichen sein. Wäre eine unvollkommene Vermischung in der Copulationsrichtung vor sich gegangen, so würde sie bei dieser Theilungsrichtung wiederum soweit aufgehoben, als sie noch unvollkommen war. Die Theilung in schräger Richtung zur Copulationsrichtung würde wieder als eine Combination der zweckmässigen und der unzweckmässigen Einrichtung aufzufassen sein.

So können wir also den funktionellen *Sinn des Gesetzes, dass die erste Theilung des Furchungskernes in der Copulationsrichtung der Vorkerne erfolgt*, dahin definiren, dass diese Art der Theilung bei einer anzunehmenden unvollkommenen Vermischung der Substanzen der Vorkerne allein diejenige ist, welche keine in der Copulationsrichtung vor sich gegangene Aneinanderlagerung oder Vermischung der beiden Kernmaterialien wieder aufhebt. Sie stellt somit *den besten und*, wie wir gleichfalls sahen, auch noch in anderer Hinsicht *den einfachsten, öconomischsten Mechanismus der Theilung durch Copulation verbundener, aber nicht oder nur unvollkommen vermischter Materialien* dar.

Nachdem wir so den Sinn unseres Gesetzes für die Kern-

theilung soweit als zur Zeit möglich, erörtert haben, fragen wir nun nach der Bedeutung des die Dottertheilung angehenden Theiles des Gesetzes; also was es bedeutet, dass normaler Weise der Dotter des Froscheies sich in derjenigen vertikalen Meridianebene theilt, welche parallel der Copulationsrichtung ist.

Wenn der den Kern umschliessende Dotter der Art beschaffen und angeordnet ist, dass er, wie es vielleicht beim Ei des Seeigels der Fall ist, in jeder Richtung durch eine Meridianebene nicht blos quantitativ, sondern auch qualitativ halbirt wird, so ist kein innerer Grund vorhanden, dass diese Theilungsebene des Kernes nicht auch zugleich zur Theilungsebene des Zellleibes werde, sofern die Theilungsebene des Kernes überhaupt radiär gerichtet ist, also in einer Meridianebene des Dotters liegt. Wenn dies nicht der Fall ist, so kann der Kern entweder auf dem nächsten Wege dieser Richtung zugedreht werden, wobei also auch seine Theilungsrichtung im Raume gedreht wird, oder der Kern wird parallel seiner Theilungsebene seitlich verschoben, bis diese in die Richtung eines Radius gelangt ist. Welches von beiden weniger Kraft erfordert, lässt sich allgemein nicht angeben; denn dies wird voraussichtlich von dem Verhältniss der Winkelgrösse der nöthigen Drehung zur Grösse der nöthigen seitlichen Verschiebung, also zur Grösse des exaxialen Abstandes des Kernes von der seiner Copulationslinie parallelen Meridianebene abhängen.

Ist dagegen, wie beim Froschei, die Anordnung der verschiedenen Dottermassen zu einander der Art, dass sie eine Rotationsstruktur um blos eine Axe darstellt, dann wird bei der quantitativen und qualitativen Halbirung der ganzen Masse die Theilungs-Ebene durch diese Axe gehen müssen. Sofern dabei die Copulationsrichtung die Axe schneidet, so ist es das Einfachste, dass die Theilungsebene des Dotters zugleich durch die Copulationsrichtung geht, wobei der Kern so weit um die Copulationslinie gedreht werden muss, bis seine immanente Theilungsebene, sofern er schon eine solche hat, ganz in die Richtung dieser Meridianebene des Dotters fällt.

Steht der Kern excentrisch, und schneidet zugleich die Copulationsrichtung nicht die Axe, so werden die Verhältnisse complicirter, und wir vermögen nicht anzugeben, welcher Weg wohl mit dem geringsten Kraftaufwande zum Ziele führen würde.

Ist die Rotationsstruktur, wie gleichfalls beim Froschei der Fall, der Art aus ungleich specifisch schweren Theilen gebildet, dass die Schwerkraft die Axe vertikal einstellt, dann ist bei Erfüllung unserer erwähnten Minimalbedingung der Drehung des Copulationskernes um die Copulationslinie bis zum Zusammenfallen seiner imanenten Theilungsebene mit der gleichfalls durch die Copulationsrichtung gegebenen meridionalen, verticalen Theilungsebene des Dotters zugleich die erste Sonderungsrichtung des Kernes wagerecht gestellt.

Wir erkennen also auch in dem Verhalten der Dottertheilungsrichtung zur Kerntheilungsrichtung eine einfachste Einrichtung, welche sich den gegebenen Verhältnissen der Dotterstruktur anpasst und die Theilung mit dem Minimum von richtenden und ordnenden Kräften vollzieht.

Scheidet, wie in schiefer Zwangslage häufig, die erste Furche nicht das Material für die beiden Antimeren des Embryo, sondern ungleiches Material, indem die physiologisch zweite Furche zuerst auftritt, so geht auch die Theilungsebene des Dotters häufig nicht durch die Mitte des Eies und steht noch nicht vollkommen senkrecht. Da die Beziehungen, die in diesen abnormen Verhältnissen noch zwischen der Copulationsrichtung und der ersten Theilungsrichtung des Kernes und des Dotters bestehen, uns einen weiteren Einblick in die Bedeutung und den Wirkungsumfang unseres Gesetzes thun zu lassen versprechen und zugleich eine gewisse Controle der Richtigkeit der bisherigen Ausführungen ermöglichen, so schliesse ich gleich die Schilderung der bezüglichen **Verhältnisse der Froscheier in Zwangslage mit geneigter Eiaxe an.**

Bezüglich der Beziehung zwischen der ersten Furchungsebene zur Medianebene des Embryo macht Pflüger[1]) die Angabe, dass bei schiefer Zwangslage des Eies keine Beziehung zwischen erster Furche und der Medianebene des Embryo mehr bestehe, indem die Medianebene stets durch die einzige senkrechte Ebene, welche durch die schiefstehende Eiaxe gelegt werden kann, hindurchgehe, während die erste Furche in jedem beliebigen Winkel zu

1) Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwickelung des Embryo. Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. XXXII, 1883.

dieser vertikalen „Symmetrieebene der Einstellung“, wie ich sie genannt habe, stehen könne. Born[1]) und ich[2]) haben dagegen gezeigt, dass diese Angabe nicht zutreffend ist, indem sich deutlich ausspricht, dass die erste Furche vorzugsweise um die Symmetrieebene oder um die dazu rechtwinkelig stehende Vertikalebene variirt; und ich habe dargethan, dass letzteren Falles die ihrer Bedeutung nach der normalen zweiten Furche entsprechende Furche zuerst gebildet worden ist, wie das auch sonst gelegentlich, häufiger am Ende der Laichperiode, vorkommt. Weiterhin beobachtete ich, dass bei einer Mittelstellung der ersten Furche zwischen diesen beiden Prädilektionsrichtungen die Medianebene des Embryo deutlich nachweisbar nicht in der Richtung der ursprünglichen Symmetrieebene der Einstellung gelegen ist, sondern gleichfalls wieder entweder mit der Richtung der ersten Furche zusammenfällt oder rechtwinkelig zu ihr orientirt ist. Bei diesem Schiefstand der ersten Furche zur Symmetrieebene der Einstellung des Eies sah ich dann nach Bildung der ersten und zweiten Furche eine Umarbeitung der oberflächlichen Pigmentanordnung vor sich gehen (l. c. p. 42), welche das Pigment entweder um die erste Furche oder um die rechtwinkelig zu ihr stehende Vertikalebene symmetrisch gruppirte. Ersteren Falles lag dann die Medianebene wiederum in Richtung der ersten Furche, letzteren Falles dagegen rechtwinkelig zu derselben. Nur in seltenen, blos 4% betragenden, Fällen (vergl. Beitrag 3 pag. 45) wich trotz scheinbar guter Erhaltung der Zwangslage die Medianebene von diesem Schema ab und fiel in keine der beiden ersten Furchen; da aber die durch die Schwerkraft bedingte mechanische Tendenz zu Abweichungen durch Drehung der Gastrula bei Zwangslage eine sehr grosse ist, und wir die Sufficienz des Zwanges nicht genau zu beurtheilen vermögen, so sind diese Abweichungen, trotz aller von mir aufgewendeten Sorgfalt zur Vermeidung dieses Fehlers, doch vielleicht auf diese Fehlerquelle zurückzuführen. Aber wenn dies auch nicht der Fall wäre, so können wir bei unseren gegen-

---

1) G. Born, Biologische Untersuchungen. I. Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv f. mikrosk. Anatomie 1885 Bd. 24, p. 335.

2) W. Roux, Beitrag 3 zur Entwickelungsmechanik etc. 1885, p. 43.

wärtigen, auf Annäherungen ersten Grades gerichteten Bestrebungen diese seltenen Vorkommnisse einstweilen bei Seite lassen.

Es sei an dieser Stelle gleich noch erwähnt, dass die scheinbaren Ausnahmen auch darauf beruhen können, dass ich gleich wie Pflüger und Born die Lage der Medianebene des Embryo bei Zwangslage nach der Stelle der ersten Anlage des Urmundes beurtheilt habe; dies geschah einmal auf Grund der Beobachtung, dass diese Stelle normaler Weise mit der Rückenfurche in denselben verticalen Meridian fällt und dass auch bei vielen controlirten Fällen von Zwangslage dasselbe der Fall war. Durch die Benutzung dieser ersten erkennbaren Organanlage wurde die Beobachtungsdauer um einen Tag abgekürzt und zwar um einen Tag, an dem die Tendenz zu nachträglicher Drehung des Eies an der Gallerthülle besonders gross wird. Es erscheint mir nun aber fraglich und besonderer Untersuchung bedürftig, ob in allen Fällen von Zwangslage, besonders auch bei schiefer Befruchtung, die Stelle der ersten Urmundsanlage mit dem Meridian der Rückenfurche und damit mit der Medianebene des Embryo zusammenfällt.

Bei starker Neigung der Eiaxe wird stets diejenige Seite des Eies, nach welcher der schwarze, vorzugsweise den feinkörnigen Bildungsdotter enthaltende Pol geneigt ist, zur ventrocaudalen Seite des Embryo.

Wir haben also zu fragen: Ist auch in diesen durch schiefe Zwangslage des Eies gegebenen und scheinbar sehr mannichfaltigen, Verhältnissen die Copulationsrichtung des männlichen und weiblichen Kernes noch das Bestimmende für die Richtung der ersten Eitheilung und der Medianebene des künftigen Embryo? Oder spricht sich wenigstens deutlich eine Tendenz zu derartiger Wirkung aus, wenn auch vielleicht alterirende Momente gleichzeitig mit zur Geltung kommen? Ich habe mich bereits in Beitrag 3 in letzterem Sinne vermuthungsweise ausgesprochen.

Um Gewissheit zu erhalten, machte ich zunächst Experimente mit localisirter Befruchtung an künstlich in Schiefstellung erhaltenen Eiern.

Zuerst befruchtete ich Eier von Rana fusca mit annähernd wagerecht gestellter Eiaxe der Art von der Seite, dass der Samenkörper ungefähr rechtwinkelig zur Symmetrieebene der Einstellung eindringen musste. Mehrere in gleicher Weise localisirt befruchtete

und geeignet geschnittene Eier liessen erkennen, dass thatsächlich in diesem Falle der Samenkörper quer verlaufen und die Copulation in querer Richtung erfolgt war. Dasselbe ergab sich an einigen nicht localisirt befruchteten aber in schiefer Zwangslage erhaltenen Eiern, in welchen zufällig der Samenkörper seitlich von der Symmetrieebene der Einstellung eingedrungen war. All die zehn in dieser Weise localisirt befruchteten Eier bildeten die erste Furche in der Befruchtungsrichtung; die erste Furche stand also quer zur Symmetrieebene, und erwies sich auch durch die weitere Entwickelung, in der die Medianebene des Embryo mit der Symmetrieebene zusammenfiel, als eine echte, physiologisch bezeichnet zweite Furche. Das Resultat war also ganz so, wie ich es in Beitrag 3 vorausgesagt hatte.

Die Tendenz zur Theilung des Furchungskernes in der Copulationsrichtung ist somit so stark, dass es unter diesen Umständen leichter fällt, die ihrer Qualität nach zweite Furche zuerst zu bilden, als von dieser Tendenz zur Theilung in der Copulationsrichtung abzuweichen. Während bei der normalen ersten Furche das Material für die beiden Antimeren des Körpers geschieden wird, das Kernmaterial also in jedem einzelnen seiner qualitativ verschiedenen Bestandtheile halbirt werden muss, so wurde in unseren Fällen davon abgewichen, und das Kernmaterial, zuerst ungleich, in die Masse für die ventrale und dorsale Seite des virtuellen Embryo getheilt. Ich hege die Vorstellung, diese Alteration der qualitativen Natur der Kerntheilung sei bedingt worden durch den Einfluss der auf beiden Seiten von der präsumptiven Theilungsrichtung liegenden ungleichen Dottermaterialien, von denen nach den im Beginne dieses Abschnittes mitgetheilten Beobachtungen die braunen Massen mehr der ventralen, die weissen mehr der dorsalen Seite des Embryo in ihrer Lage entsprechen. (NB. Diese Lagerungsbeziehung des Embryos zu den Eimaterialien ist jedenfalls nicht der Art aufzufassen, als wenn nur die Zellen der ventralen Seite des Embryo in ihrem Zellleib aus Bildungsdotter, diejenigen der dorsalen Seite dagegen aus Nahrungsdotter bestünden. Sondern die Beziehung ist wohl darin begründet, dass das Ei schon explicite einer Blastula entspricht, d. h. die Materialien zu derselben bereits vorräthig enthält, während das Material zur Weiterbildung derselben zur Gastrula, also zur Ausbildung der dorsalen Hälfte des Embryo nur

potentia, nur implicite vorhanden ist und erst durch Wachsthum und Differenzirung explicite hergestellt werden muss. Desshalb sind vielleicht die Entwickelungsmechanismen der Art eingerichtet, dass das Kernmaterial für die dorsale Körperhälfte bei den ersten Kerntheilungen gleich mehr der Seite des Nahrungsdotters zugeordnet wird.) Ich denke mir, der Einfluss dieser verschiedenen Dottermassen habe bei der nach unserem Gesetze bestehenden Prädisposition, das Kernmaterial vorliegenden Falles nach den beiden ungleichen Seiten hin zu sondern, bewirkt, dass die qualitative Natur dieser Kerntheilung der Art wurde, dass jeder Seite das ihr normal zukommende Kernmaterial zugeführt wurde, dass also die eigentlich als zweite zu vollziehende Sonderungsweise hier zuerst ausgelöst wurde: Ein sehr interessantes Beispiel direkter Anpassung, resp. prästabilirter Selbstregulation und zugleich ein Zeichen der Ueberlegenheit der mechanischen Tendenz zur Sonderung nach der rechtwinkelig zur Copulation gelegenen Richtung über die gleichzeitig vorhandene Tendenz, das Kernmaterial zuerst qualitativ zu halbiren.

Es ist nun weiterhin aber nicht wohl anzunehmen, dass das bei Zwangslage so häufige Zuerst-Auftreten der zweiten Furche immer durch das Eindringen des Samenkörpers an dem seitlichen Bezirk bedingt sein sollte; denn dieser Bezirk mag jederseits etwa ein Fünftel der zugehörigen Hälfte der schwarzen Hemisphäre betragen, während ich bei relativ geringer erzwungener Schiefstellung des Eies (s. Beitrag 3 p. 43) schon in 35 % der Fälle reine Querstellung, in weiteren 18 % die erste Furche innerhalb 20° dieser Stellung genähert fand. Nach Born's Beobachtungen (l. c.) ist das Verhältniss bei starker Neigung der Eiaxe ein noch grösseres.

Es müssen also noch andere in diesem Sinne wirkende Ursachen vorhanden sein. Dem entsprechend habe ich auch bei anderen Experimenten Querstellung der ersten Furche erhalten; sogar bei Befruchtung des Eies von der Symmetrieebene aus 4 mal von 11 Fällen, während in den anderen 7 Fällen die erste Furche in die Symmetrieebene fiel.

Bei schräger Befruchtung von einem etwa 45° seitlich von der Symmetrieebene gelegenen Meridian aus entstand einige Male (4mal von 15 Eiern) die erste Furche in dieser schiefen Richtung; alsdann wurde aber während dieser und der nächsten Furchung die oberflächliche Pigmentanordnung umgearbeitet, entweder symmetrisch zur ersten oder zur rechtwinkelig dazu stehenden

zweiten Furche. Wir können uns auf Grund der vorstehend mitgetheilten Thatsachen diese Erscheinung so erklären, dass die Copulation in diesen Fällen trotz der inneren Strömungen durch die Zwangslage in Richtung des Eintrittsmeridians erfolgt war und dass die mechanische Tendenz zur Theilung in der Copulations-Richtung so stark war, dass durch die Wechselwirkung zwischen den Dottersubstanzen und den Kerntheilungsprodukten die Dottersubstanzen entsprechend der qualitativen Natur dieser Kernprodukte umgeordnet und um dieselbe gruppirt wurden. Hierbei wurde aber wiederum von den verschiedenen Dottersubstanzen durch ihre Lage zu der immanenten Sonderungsrichtung des Kernes darüber entschieden, ob diese erste Kerntheilung eine qualitative Halbirung oder die qualitativ ungleiche Theilung für ventral und dorsal wurde. Eine qualitative Halbirung, also die Bildung einer physiologisch ersten Theilung wird wohl entstehen, wenn die durch die Copulationsrichtung gegebene immanente Theilungsrichtung des Kernes der Symmetrieebene der Einstellung und damit der Dotterströmung näher stand, als der rechtwinkelig zu dieser Ebene stehenden Richtung. Letzteren Falles dagegen wird die Kernspindel mit ihren Enden wohl den ungleichen Dottersubstanzen zugewendet, und dies ist dann die Veranlassung, dass sich auch das Kernmaterial ungleich theilt und die physiologische zweite Furche, welche das ventrocaudale Material vom dorsocephalen scheidet, zuerst entsteht. Nach meinen Beobachtungen scheint blos die Wahl zwischen der physiologisch ersten Theilungsart und der ihr physiologischer Weise nächstfolgenden zu sein. Verwechselungen solchen Grades kommen ja auch bei späteren Furchungen, wie ich gezeigt habe, noch häufig vor. Dagegen scheint es nicht möglich zu sein, dass die vierte Furche, welche in dem vorstehenden Falle in Richtung und Qualität vollkommen der immanenten Theilungstendenz in der Copulationsrichtung und der Anordnung des Dottermaterials entsprochen haben würde, zuerst hätte gebildet werden können. In den früher mitgetheilten Fällen, in welchen die wagerechte, normaler Weise dritte Furche zuerst gebildet wurde, fand keine weitere Entwickelung statt. Ob vielleicht die obigen 4% Ausnahmen (p. 196) in denen die Medianebene des Embryo in keine der beiden ersten Furchungsebenen fiel, ausnahmsweise auf einem solchen grösseren Anachronismus beruhen, ist zur Zeit nicht zu sagen.

In der Mehrzahl der Fälle von schräg zur Symmetrieebene vorgenommener Befruchtung entstand aber die erste Furche nicht in der Richtung des vertikalen Eintrittsmeridianes, sondern in der Symmetrieebene oder wiederum annähernd rechtwinklig zu ihr.

Es ist nun zu ermitteln, was diese Abweichungen, ingleichen wie auch die oben erwähnte Querstellung der ersten Furche bei Befruchtung innerhalb der Symmetrieebene, bedeuten.

Um diese Thatsachen zu verstehen, müssen wir uns eine Vorstellung von den durch künstliche Schiefstellung der Eier hervorgerufenen Alterationen des Copulationsmechanismus machen. Diese sind zum Theil unmittelbar durch die Schiefstellung selber bedingt. Da der Eikern zwar in oder dicht neben der Eiaxe sich befindet, aber dem oberen Ende derselben stark genähert ist, so ergiebt sich aus der schiefen Stellung der Eiaxe schon eine Abweichung der ersten Furche aus dem senkrechten Eintrittsmeridian, weil der Samenkörper, wenn er seine erste, annähernd radiäre Bahn zurückgelegt hat, und nun unter Umbiegung dem Eikern zustrebt, den senkrecht durch die Eintrittsstelle gelegten Meridian verlassen und somit eine Richtung seitlich von ihm einschlagen muss, wenn schon, wie früher gezeigt, diese beiden Bahnen sich noch in demselben durch die Eiaxe gelegten Meridian vollziehen. Dieser letztere, jetzt schief stehende Meridian ist aber nicht mehr von Bedeutung, da die erste Furche nicht ihm folgt, sondern auch bei Zwangslage (wenigstens annähernd) senkrecht steht. Dieses Senkrecht-stehen der ersten (und zweiten) Furche ist nun aber nicht als etwas für sich a priori Gegebenes, sondern als durch die Umordnungen der ungleich schweren Substanzen, welche durch die Schwere hervorgebracht werden, Bedingtes aufzufassen. Dies ist auch daran zu erkennen, dass die erste Theilungsfläche, wenn sie quer zur Symmetrieebene gerichtet ist, anfangs gewöhnlich noch stark schief steht, ja oft auch nicht einmal eben, sondern geknickt und windschief verdreht ist.

Wenn also die senkrechte Stellung der ersten Furche bei schiefer Zwangslage durch die inneren Substanzumordnungen bedingt ist, so kann man zu vermuthen geneigt sein, dass auch der Kern in gleicher Weise daran theilnehme, dass er daher ebenfalls mit nach oben trete, sodass bei dem nucleopetalen Verlauf doch keine seitliche Abweichung des Samenkörpers eintrete.

Dies Verhalten prüfte ich an Eiern, welche $1\frac{1}{2}$ bis $1\frac{3}{4}$

Stunden nach der Befruchtung, also um die Zeit der Copulation der Kerne getödtet waren; sie rührten grösstentheils von den Versuchen des Collegen Born über die Wirkung der Schwere her und waren mir von demselben mit liebenswürdiger Bereitwilligkeit zur Durchsicht überlassen worden. Es zeigte sich, dass der Eikern in der That zur Zeit der Copulation sich manchmal schon in der neuen senkrechten Eiaxe befindet, während er aber in der Mehrzahl der Fälle noch erheblich zurückgeblieben ist; so dass also durch diese exaxiale Stellung des Eikernes in der That ein weiterer Theil der bei schiefer Zwangslage des Eies auftretenden Querstellungen der ersten Furche seine Erklärung findet.

Ausser der Beeinflussung der Stellung des Eikernes bei künstlicher Schiefstellung des Eies ist nun aber auch die Beeinflussung der Bahn des Samenkörpers durch die inneren Strömungen von Bedeutung. Diese inneren Umordnungen bestehen, wie Born (loc. cit.) gezeigt hat, in einer aufsteigenden Strömung des schwarzen und des bei normaler Stellung „oberen weissen Dotters" (des „hellen Innenfleckes" Born's) und in absteigender Bewegung des bei normaler Stellung unteren weissen Dotters, vorzugsweise auf der dem Aufsteigen entgegengesetzten Seite des Eies. Dazu kommt noch eine secundäre Bewegung, ein Wiederabsinken eines Theiles des aufgestiegenen braunen Dotters nach den Seiten und in der Richtung des absinkenden weissen Dotters, wohl bedingt durch das Nachdrängen erst später oben anlangender brauner Dottermassen. Für unseren gegenwärtigen Zweck kommt blos die ersterwähnte, aufsteigende Strömung des braunen und des oberen weissen Dotters in Betracht, und zwar nur in der Ausdehnung und Intensität, die sie bis zur Copulation der beiden Vorkerne, also bis $1^1/_2$ oder $1^3/_4$ Stunden nach der Befruchtung bei Zimmertemperatur erlangt hat.

Der Samenkörper dringt auch hier zunächst radiär ein, sobald er aber in den Bereich dieser aufsteigenden Strömung kommt, wird er in der Richtung derselben abgelenkt und schlägt dann die Richtung der Resultirenden beider Bewegungstendenzen ein. Liegt die Eintrittsstelle ganz seitlich von der Symmetrieebene und nahe dem Aequator, wie in den oben zuerst mitgetheilten Versuchen, so kommt er nur am Ende seiner zweiten, nucleopetalen Bahn in die Strömung, welche zugleich an dieser dem Centrum des Eies nahen Stelle nur schwach ist.

Er wird daher nicht wesentlich in seiner Richtung alterirt, sofern der Eikern noch nicht erheblich aufgestiegen ist. Je näher aber die Eintrittsstelle des Samenkörpers der Symmetrieebene und der Mitte des schwarzen Poles liegt, um so früher und kräftiger wird er von der zu dieser Ebene parallel aufsteigenden Strömung erfasst und in ihr fortgeführt, so dass er an Stelle der nucleopetalen eine an dem Eikern vorbeiführende Richtung erhält. Erst, wenn der Spermakern dem Eikern schon sehr nahe ist und damit zugleich in die dem Centrum des Eies nähere, weniger stark strömende Schicht gelangt ist, tritt dann eine rein nucleopetale Bewegung ein, die meist quer oder schräg zur Strömungsrichtung und zur Symmetrieebene orientirt ist und häufig zugleich rückläufigen Charakter hat.

So bietet also die Führung des Samenkörpers durch die Strömung ein zweites Moment der Abweichung der ersten Furche aus dem vertikalen Eintrittsmeridian des Samenkörpers und zugleich der Schiefstellung der ersten Furche zur Symmetrieebene dar. Und man kann darin eine neue Bestätigung der oben dargelegten Ansicht erblicken, dass weder die Lage der Eintrittsstelle noch die Substanzen der Pigmentstrasse des Samenkörpers das Bestimmende für die erste Theilung des Dotters sind, sondern dass dies Moment in der Richtung der Copulation der Kerne zu suchen ist.

Indess bei genauerer Prüfung zeigt sich, dass letzteres in den hier vorliegenden Verhältnissen doch nicht das einzige bestimmende Moment sein kann; denn die erste Furche steht bei schiefer Zwangslage zu häufig fast rein quer, während wir für die Mehrzahl der Fälle nur eine Prädispositon zu schiefer Stellung der Copulationsrichtung aufgefunden haben. Es muss also noch ein die Schiefstellung zur reinen Querstellung umbildender Einfluss von irgend einer Seite ausgeübt werden. Die einfachste und nach den früheren Beobachtungen und Ausführungen naheliegendste Erklärung erscheint mir die, dass die durch die Strömung deutlich bilateral-symmetrisch geordneten Dottermassen der Art drehend auf den in seiner blos annähernd querstehenden Copulationsrichtung sich zu theilen tendirenden oder beginnenden Furchungskern wirken, dass diese Richtung vollkommen quer steht und so die Theilungsprodukte innerhalb der Symmetrieebene der schwarzen und weissen Dotterhälfte zuführt.

Dass bei solchem annähernden Querstand der Theilungsrichtung die eigentlich zweite, das Material für ventrocaudal und dorsocephal sondernde Furche in Folge der Beeinflussung der Theilungsqualität des Kernes durch die Umordnung der umgebenden verschiedenen Dottermassen entsteht, haben wir oben schon in einfacheren Fällen constatirt. Das Neue ist hier nur, dass diese Dottermassen zugleich drehend auf die Theilungsspindel oder auf den Furchungskern wirken, während umgekehrt die Richtung dieser Spindel auch umordnend auf die Dottermassen wirkt. Warum bald dies, bald jenes eintritt, ist nicht sicher zu sagen; aber es ist klar, dass, wenn eine von beiden Richtungstendenzen stärker oder fester ist als die andere, sie die schwächere veranlassen wird, sich mehr nach ihr umzurichten. Wahrscheinlich finden bei solcher Wechselwirkung stets beiderseitige Ablenkungen statt, von denen sich aber die geringeren unserer Wahrnehmung entziehen.

Ich habe nun noch einige weitere Experimente gemacht, um die Concurrenz der Wirkung der Copulationsrichtung und der durch die Zwangslage hervorgebrachten typischen Anordnung der Dottermassen auf die Bestimmung der ventrocaudalen Seite des Embryo, sowie auf die Theilungsrichtung des Dotters zu ermitteln.

Zunächst befruchtete ich Eier, welche in noch nicht ganz wagerechter Stellung der Eiaxe fixirt waren, in der Symmetrieebene, und zwar von oben her, in der Nähe des Aequators. Da nach meinen früheren Experimenten die Befruchtungsseite zur ventrocaudalen des Embryo wird, während die Seite des höher stehenden Weissen stets der dorsocephalen Seite des Embryo entspricht, so musste hierbei ein Widerstreit einander entgegengesetzter Bildungstendenzen eintreten, der deutlich die Ueberlegenheit eines der beiden Momente bei dieser Eilage erkennen liess. Die Entscheidung fiel gegen die Wirkung des Samenkörpers aus; die höchste Stelle des Weissen wurde stets zur dorsocephalen Seite des Embryo. Es ist indess nach meinen Erfahrungen an Rana esculenta, wo unter normalen Verhältnissen der braune Dotter auf der Befruchtungsseite stets sich senkte, auch wenn er ursprünglich auf dieser Seite etwas erhoben war, ersichtlich, dass der Sieg einer der beiden Tendenzen von dem Grade der Neigung der Eiaxe abhängt.

Das gemeinsame Resultat beider Versuche ist, dass also stets diejenige Seite des Eies, wo mehr brauner Dotter ist, zur ventrocaudalen

wird; nach Obigem deshalb, weil diese Masse bewirkt, dass bei der Kerntheilung sich ihr das dieser Körperhälfte entsprechende Kernmaterial zuwendet, mag die betreffende Theilung nun als erste oder zweite vor sich gehen. Wenn aber die Einstellung des Eies der Art ist, dass die Eiaxe ganz oder annähernd senkrecht steht, so ist die Ansammlung des feinkörnigen Dotters um den Samenkörper gross genug, um stets diese Seite zur ventrocaudalen zu machen.

Im nächsten Versuche wurde die künstliche Schiefstellung der localisirt befruchteten Eier blos $1^{1}/_{2}$ Stunden, also nur bis zur Copulation erhalten, dann wurden die Eier mit der Eiaxe senkrecht gestellt. Dabei ergaben sich jedoch dieselben Resultate in Bezug auf die Richtung der ersten Furche, wie bei forterhaltener Zwangslage, jedenfalls, weil die vor sich gegangenen Umordnungen nicht so rasch wieder vollkommen rückgängig gemacht wurden, ganz abgesehen von der Wirkung der in der oben geschilderten Weise in eine Prädilektionsbahn gelenkten Copulationsrichtung.

Lehrreicher ist der letzte Versuch, in welchem die Eier anfangs zwar senkrecht standen, aber nach der Copulation stark schief, bis fast zu wagerechter Stellung der Eiaxe, aufgestellt wurden. Hier ergab sich das interessante Resultat, dass die erste Furche stets durch die Symmetrieebene hindurchging, mochte auch der Samenkörper in dazu rechtwinkeliger Richtung eingedrungen sein und die Copulation sich in dieser Richtung vollzogen haben; und dass auch hierbei wiederum die Seite des höher stehenden Weissen zur dorsocephalen wurde, mochte auch die localisirte Befruchtung auf dieser selben Seite vorgenommen worden sein.

Wir ersehen also, dass eine starke, fast 90° erreichende, Neigung des Eies, resp. die dadurch bewirkte bilateral-symmetrische Anordnung der Dottermassen eine ausschlaggebende Wirkung auf die Theilungsrichtung des Dotters hat. Man könnte vermuthen, dass sich diese Wirkung auch auf die Theilungsrichtung des Furchungskernes erstrecke, der Art, dass die Coincidenz der Copulationsrichtung und der Theilungsrichtung aufgehoben sei. Dagegen spricht nun die von mir in mehr als 60 Fällen constatirte Thatsache, dass bei geringen Schiefstellungen der Eiaxe bis zu 30° die Dottermassen entsprechend der durch die Copulationsrichtung gegebenen Theilungsrichtung umgeordnet wurden, und dass eher die zweite Furche zuerst gebildet, als von dieser Beziehung

abgewichen wurde. Eine neue Annahme ist aber überhaupt gar nicht nothwendig, da beide Beziehungen sich durch die oben p. 200. schon gemachte und begründete Annahme vereinen lassen, dass die durch die Zwangslage bilateral-symmetrisch geordneten Dottermassen einen drehenden, bestimmt einstellenden Einfluss auf den Furchungskern, sei es schon während seiner Bildung oder nach derselben, ausüben, und dass dann der so eingestellte Kern, indem er sich in seiner Copulationsrichtung theilt, bewirkt, dass auch der Dotter sich in dieser Richtung theilt. Nicht aber möchte ich folgern, dass etwa der bilateralsymmetrisch geordnete Dotter an sich eine Tendenz zur Theilung in der Symmetrieebene oder rechtwinkelig zu ihr habe und deshalb, als der grössere, den anderen umschliessende Theil des Eies bewirke, dass auch der Kern in der Theilungsebene des Dotters sich theilen müsse. Für meine Annahme spricht auch noch eine zuerst von Auerbach [1]) an Ascaris nigrovenosa gemachte Beobachtung. Bei diesem Thier dringt der Samenkörper stets von einem spitzen Pol in das ovale Ei ein, und während der Conjugation drehen sich die beiden aneinander gepressten Kerne um 90°, bis ihre mittlere Verbindungslinie quer zur Längsaxe des Eies steht. Der Furchungskern theilt sich dann in dieser durch Drehung nachträglich quer gestellten Copulationsrichtung, entspricht also zugleich meinem Gesetz. Da hier ein typisches Verhalten vorliegt, so konnte man aus demselben nichts über die specielle Ursache der Richtung dieser Kerntheilung folgern. Nachdem es mir aber beim Froschei gelungen ist, das Ei in jeder beliebigen Richtung zur ersten Theilung zu veranlassen und als das bestimmende Moment eine direkte ursächliche Beziehung zwischen der Copulationsrichtung und der Theilungsrichtung des Furchungskernes festzustellen, so kann man nun wohl diese Deutung auch auf den Fall von Ascaris übertragen. Durch die Ausdehnung auf ein wirbelloses Thier erhält dann das Gesetz einen gewissen Anschein allgemeiner Geltung, deren wirklicher Umfang indess nur durch bezügliche Untersuchungen an allen Thierklassen ermittelt werden kann.

Ergebnisse.

A. Unter **normalen Verhältnissen,** d. h. bei zwangloser Aufsetzung der normalen, nicht durch zu lange Verzögerung der Laichung veränderten Eier:

1) Organologische Studien 1873.

1. Das unbefruchtete F r o s c h e i enthält n u r e i n e Hauptrichtung der künftigen Medianebene des Embryo schon bestimmt; diese ist durch die bipolare Anordnung des Dottermaterials gegeben und bezeichnet in der Richtung der Eiaxe vom schwarzen zum weissen Pol eine ventrodorsale Richtung des reellen, eine cephalocaudale Richtung des virtuellen Embryo.

2. Von den unendlich vielen, verschieden gerichteten Meridianebenen, welche durch diese Eiaxe gelegt werden können, wird diejenige zur Medianebene des Embryo, in deren Richtung die Copulation der beiden Vorkerne erfolgt.

3. Die Copulationsrichlung ist keine feste, gegebene, sondern kann durch „localisirte Befruchtung“ in jeden beliebigen Meridian verlegt werden.

4. Die so beliebig gewählte Befruchtungsseite des Eies wird zur ventrocaudalen Seite des Embryo, die entgegengesetzte zur dorsocephalen Seite.

Das Einzelne angehend ergab sich:

5. Die erste Theilung des durch die Copulation des Spermakernes und des Eikernes gebildeten Furchungskernes erfolgt in der Copulationsrichtung; die Sonderung der beiden Theilungsproducte von einander geschieht rechtwinkelig zur Theilungsrichtung.

6. Die funktionelle Bedeutung des Zusammenfallens der Copulationsrichtung und der Theilungsrichtung des Furchungskernes besteht darin, dass nur in diesem Falle der Effekt der Copulation bei der Theilung in keinem Antheile wieder rückgängig gemacht wird, sei dieser Effekt nun blos eine bestimmte Aneinanderlagerung, oder eine wirkliche (aber u n v o l l k o m m e n e) Vermischung der beiden Kernsubstanzen in der Copulationsrichtung. Ausserdem gewährt diese Theilungsrichtung die Möglichkeit einer b e s t i m m t e n Sonderung der copulirten Massen mit einem Minimum von richtenden Kräften.

Das Zusammenfallen der Theilungsrichtung mit der Copulationsrichtung stellt somit den einfachsten Mechanismus der Theilung durch Copulation verbundener, aber nicht vollkommen vermischter Massen dar.

7. Die erste Dottertheilung erfolgt in der der Copulationsrichtnng parallelen, durch die Eiaxe gelegten Meridianebene.

8. Da die Copulationsrichtung beliebig gewählt werden kann, so darf aus den ermittelten constanten Beziehungen derselben zur

Theilungsrichtung ein direkter Schlus auf die Ursache dieser letzteren Richtung gezogen werden, was an Eiern, wo die Sameneintrittsstelle eine vorher gegebene ist, oder wo die Theilungsrichtung schon durch die Gestaltung des Eies vorher vollkommen bestimmt ist, nicht statthaft ist.

Wir dürfen schliessen:

a) Die erste Theilungsrichtung des Furchungskernes wird durch die Copulationsrichtung, und zwar in der Weise bestimmt, dass sie mit ihr zusammenfällt.

b) Damit wird auch die erste Theilungsrichtung des Dotters durch die Copulationsrichtung, und zwar in der Weise bestimmt, dass sie ihr parallel steht oder eventuell mit ihr zusammenfällt.

c) Die specielle Lage des Embryo im Eie wird durch die Befruchtungsrichtung des Eies bestimmt, und zwar wird diejenige Seite des Eies, durch welche der Samenkörper eingedrungen ist (die Befruchtungsseite), zur ventrocaudalen Seite des Embryo.

9. Der Copulationsvorgang der Kerne vollzieht sich in zwei typischen, verschiedenen intraovalen Verlaufsrichtungen resp. -Bahnen des Samenkörpers: erstens in einer an die Durchbrechungsstelle der schwarzen Eirinde sich anschliessenden, annähernd radiären Richtung, welche den Samenkörper tief in das Ei, bis zur „Kernschicht“ des Dotters führt (die Penetrationsbahn), zweitens in einer nucleopetalen Richtung, welche beide Kerne einander, vorzugsweise aber den Samenkern dem Eikern, innerhalb der „Kernschicht“ des Dotters zuführt (die Copulationsbahn).

B. Bei **Zwangslage der Eier mit schiefer Einstellung** der Eiaxe ergaben sich folgende Beziehungen.

10. Ist die Neigung der Eiaxe gering, blos 20—30° betragend, so gelten oft noch die Regeln, welche für die normale Stellung gegeben wurden.

11. Das Dottermaterial wird alsdann der Art umgeordnet, dass es symmetrisch zur ersten durch die Copulationsrichtung normirten Theilungrichtung steht.

12. Die bei starker, 20—30° übersteigender Neigung der Eiaxe, durch die Wirkung der Schwere auf die specifisch ungleich schweren Dottersubstanzen erzeugte symmetrische Anordnung der verschiedenen Dottermaterialien wirkt der Art auf die erste Theilung des Eies, dass die Ebene dieser Theilung meist zu der Symmetrie-

ebene in bestimmter Weise orientirt ist, indem sie entweder in dieser Symmetrieebene selber liegt oder rechtwinkelig zu ihr steht.

13. Auch in diesen Fällen erfolgt, soweit es nachweisbar ist, die erste Kerntheilung in der Copulationsrichtung der Vorkerne.

14. Die Stellung des Eikernes wird durch die Schiefstellung der Eiaxe, die Bahn des Samenkörpers wird durch die Strömung des Dotters der Art beeinflusst, dass die Copulation häufig in annähernd quer gestellter Richtung zur Symmetrieebene der Schiefstellung des Eies erfolgen muss. Daraus ergiebt sich schon eine entsprechend häufige annähernde Querstellung der ersten Furche.

15. Da aber die erste Furche bei Zwangslage überwiegend häufig entweder rein quer zur Symmetrieebene oder rein in Richtung derselben orientirt ist, so muss noch eine drehende Wirkung des symmetrisch angeordneten Dotters auf den Furchungskern, während oder nach der Copulation, angenommen werden.

Diese Drehung ist als der Art erfolgend zu denken, dass der Furchungskern mit seiner Copulationsrichtung entweder der Symmetrieebene parallel oder rechtwinkelig zu ihr gestellt wird, und zwar je nachdem die Copulationsrichtung einer dieser beiden Richtungen näher steht.

16. Findet die Drehung des Furchungskernes mit seiner Copulationsrichtung zur Richtung der Symmetrieebene des Dotters statt, so scheidet die erste Kerntheilung das Material der beiden Antimeren des Embryo; die erste Theilungsebene des Dotters wird zur Medianebene des Embryo.

17. Geschieht die Drehung des Furchungskernes der Art, dass er mit seiner Copulationsrichtung rechtwinkelig zur Symmetrieebene steht, so wird bei der ersten Kerntheilung das Kernmaterial, wie bei einer normalen zweiten Furchung, in solches für die ventrocaudale und dorsocephale Seite des Embryo geschieden.

18. Bei starker zwangsweiser Schiefstellung der Eiaxe wird stets die Seite des gesenkten schwarzen Poles zur ventrocaudalen Seite des Embryo. Bei nur geringer Neigung der Eiaxe jedoch vermag auch im Widerstreit dieser Tendenz mit derjenigen der Befruchtungsrichtung (Regel 4 und 8 c) die Befruchtungsseite des Eies zur ventrocaudalen Seite des Embryo zu werden; dies aber nur dann, wenn die Umordnung des Dotters der Art gelingt, dass zur Zeit

der zweiten Furche die Eiaxe mit ihrem schwarzen Pole nach der Seite des Samenkörpers geneigt ist.

19. Das erste ursächliche Moment für die Anlage der ventrocaudalen Seite des Embryo auf der Seite der Neigung des oberen Endes der Eiaxe ist in der Anhäufung des Bildungsdotters auf dieser Seite zu vermuthen, indem dieser Anhäufung sich die der ventrocaudalen Seite des Embryo zugehörigen Substanzen des Furchungskernes bei dessen Theilung zuwenden.

Nach der Vollendung des Satzes vorstehender Abhandlung gelangte College Born durch die Gunst des Zufalles in den Besitz der embryologischen Arbeiten G. Newport's, welche in den Philos. Transactions der Jahre 1850—54 vertheilt sind und eine Fundgrube bisher nicht bekannt gewordener ausgezeichneter Untersuchungen und wichtiger Ergebnisse darstellen. Ich nehme Gelegenheit, aus denselben sofort diejenigen Ergebnisse, welche auf meine früheren Arbeiten und auf die vorliegende Abhandlung Bezug haben, vorläufig wenigstens kurz nachzutragen, um sie später einer ausführlichen Mittheilung und Besprechung zu unterziehen. Sie finden sich in den nachgelassenen, von G. V. Ellis im Jahre 1854 herausgegebenen Papieren Newport's: Researches on the Impregnation of the Amphibia; and on the Early Stages of Development of the Embryo. (Third Series.) By the late George Newport, F. R. S., F. L. S. Selected and arranged from the Authors M. S. S., George Viner Ellis, Prof. of Anatomy in University College, London. Communicated by Sir John Forbes, M. D., F. R. S. Philos. Transact. 1854.

G. Newport hat schon gefunden, dass die erste Furchungsebene der Medianebene des Froschembryo entspricht, wie Pflüger und ich entgegen Rauber neuerdings festgestellt haben. Newport führte auch bereits an einigen Eiern localisirte Befruchtung aus, indem er die Eier mit einem in Samenflüssigkeit getauchten Stecknadelkopf berührte. Er beobachtete dabei, dass die erste Furche der Befruchtungsstelle sehr nahe lag und dass der Befruchtungsseite des Eies die Kopfseite des Embryo entsprach. Wenn nun auch diese letztere Angabe nach meinen obigen Mittheilungen nicht zutreffend ist, so schliesst

sie doch bereits das richtige Ergebniss ein, dass der Embryo zur Befruchtungsseite eine bestimmte Lagerung hat. Newport hat also in Bezug auf diese wichtigen Experimente die Priorität, wenn schon seine Versuche noch nicht genügend zahlreich und nicht genügend variirt waren, um die Ergebnisse vollkommen sicher zu stellen. Diese wie auch manche anderen wichtigen Beobachtungen Newport's scheinen bei seinen Zeitgenossen kein Verständniss gefunden zu haben und daher ganz der Vergessenheit anheim gefallen zu sein; denn sie finden sich in keinem der bekannteren embryologischen Werke erwähnt. So ist es wohl gekommen, dass sie unfruchtbar für die Wissenschaft geblieben sind und erst wieder aufgefunden wurden, nachdem die ihnen entsprechende Forschungsweise methodisch in Angriff genommen und die Thatsachen selber auf's Neue ermittelt worden waren: Leider das gewöhnliche Schicksal vereinzelter, über den Vorstellungskreis der Zeitgenossen hinausgehender Leistungen.

Breslau, Februar 1887.

Erklärung der Figuren auf Tafel X.

Fig. 1—4. Schematische Darstellung der Lage der ersten Furche des Froscheies zur Pigmentstrasse des Samenkörpers.
Pig. = Pigmentstrasse des Samenkörpers.
F. = erste Furche.

Fig. 5. Meridianschnitt längs der Axe eines Eies von Rana fusca.
ob. w. = oberer weisser Dotter (feinkörnig).
br. S. = brauner Seitendotter.
c. br. = centraler brauner Dotter.
u. w. = unterer weisser Dotter (grobkörnig).
E. K. = Eikern.
K. Sch. = Kernschicht des Dotters.
m. br. R. = mittlere, s. obere braune Rinde (dünn).
s. br. R. = seitliche, s. untere braune Rinde.
w. R. = weisse Rinde.

Fig. 6—11. Schnitte durch Eier von Rana fusca parallel der ersten Furchungsebene.

Fig. 6 u. 7 bei fast mittlerer,

Fig. 8 bei halb seitlicher,

Fig. 9—11 bei dem Aequator nächster Lage der Eintrittsstelle des Samenkörpers.

Fig. 10 bei geringer ursprünglicher Schiefstellung des Eies.

Pen. + Cop. = Pigmentstrasse des Samenkörpers.

Pen. = Penetrationsbahn }
Cop. = Copulationsbahn } des Samenkörpers.

Fig. 12 und 13. Schematische Darstellung der Winkelgrösse der Ablenkung der ersten Furche von dem Eintrittsmeridian des Samenkörpers bei gleicher exaxialer Stellung des Eikernes aber ungleicher Länge der Copulationsbahn des Samenkörpers.

Fig. 14—19, siehe Text pag. 191—193.

Sind die Fibrillen des Knochengewebes verkalkt oder nicht?

Von

Prof. **V. v. Ebner** in Graz.

Hierzu Tafel XI.

In einer vorläufigen Mittheilung vom 27. März v. J. [1]) bespricht Geheimrath A. v. Kölliker die feinere Knochenstruktur und greift darin einen wichtigen Satz, welchen ich in meiner Abhandlung über den feineren Bau der Knochensubstanz [2]) aufgestellt habe, an; nämlich den Satz, dass die Fibrillen des Knochengewebes leimgebende Fibrillen, gleich denen der fibrösen Gewebe und wie diese unverkalkt seien, während die Kalksalze zwischen den Fibrillen, in einer Kittsubstanz eingelagert, sich fänden.

Zum Beweise der Unrichtigkeit meiner Behauptung führt Kölliker an, dass geglühte dünne Knochenschliffe und ebenso solche, die man längere Zeit in Wasser auskocht oder mit Kali causticum behandelt, ganz und gar ihre Struktur bewahren und von einer Zerstörung der Fibrillen keine Spur zeigen und dass die von mir an solchen Präparaten beschriebenen feinen lufthaltigen Röhrchen, die ich auf Rechnung der zerstörten Fibrillen setze, wahrscheinlich nichts als Stellen seien, die unverkalkte Sharpey'sche Fasern enthielten.

Da ich durch diesen Angriff in meiner Ueberzeugung nicht erschüttert wurde, anderseits aber eine öffentliche Entgegnung, ehe die von Kölliker angekündigte ausführliche Arbeit erschienen war, verfrüht gewesen wäre, suchte ich auf dem Wege privater

1) Sitzgsber. der physikal.-med. Gesellsch. in Würzburg. 1886.

2) Sitzgsber. der k. Akademie der Wissensch. in Wien Bd. LXXII, Juli 1875.

Correspondenz und durch Uebersendung von Präparaten den Streitpunkt so gut als möglich aufzuklären. Herr Geheimrath v. Kölliker ging in collegialster Weise darauf ein und übersendete mir auch seinerseits Präparate. Eine Verständigung im Hauptdifferenzpunkte kam nicht zu Stande, wohl aber wurde für eine öffentliche Diskussion etwas Wesentliches gewonnen. Ich habe nun nicht mehr mit der Schwierigkeit zu kämpfen, als hätte ich mir an geglühten und ähnlichen Präparaten eine Verwechslung der Fibrillen und Fibrillenbündel der Knochenlamellen mit Sharpey'schen Fasern zu Schulden kommen lassen.

Unterdessen ist mir die ausführliche Arbeit Kölliker's, „der feinere Bau des Knochengewebes“ [1]) betitelt, durch die Güte des Verfassers zugekommen und ich will nun nicht mehr zögern, das, was ich zur Klärung der Angelegenheit für wesentlich halte, öffentlich vorzubringen.

Die ganze Frage lässt sich in der Hauptsache dahin präcisiren, dass Kölliker an ausgekochten und geglühten Schliffen, abgesehen von den Stellen, welche Sharpey'sche Fasern enthielten und abgesehen von zufälligen Sprüngen und Rissen, keine Luft sieht und die Fibrillen wohlerhalten findet, während ich überall dicht gedrängte, feine punkt- und strichförmige lufthaltige Räume sehe, welche vermöge ihrer Dimensionen, ihrer Zahl und Anordnung mit den Knochenfibrillen unveränderter Schliffe übereinstimmen. Es handelt sich also um die verschiedene Interpretation ein und desselben mikroskopischen Bildes und es fragt sich, wessen Interpretation die richtige ist.

Um von vornherein dem Einwurfe zu begegnen, dass das zunächst zu schildernde auf Rechnung von eingreifenden Veränderungen der Erdsalze des Knochens zu setzen sein könne, hebe ich ausdrücklich hervor, dass ich vor Allem Schliffe im Auge habe, die im zugeschmolzenen Glasrohre in Wasser durch 8—12 Stunden einer Temperatur von circa 120° ausgesetzt waren. Ich füge aber sogleich hinzu, dass man wesentlich dasselbe auch an in Kali causticum kurze Zeit gekochten oder an geglühten Schliffen sehen kann.

Hat man einen ausgekochten Schliff — der übrigens möglichst dünn und vor dem Auskochen gut polirt sein muss — mit

1) Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. XLIV.

warmem Wasser gewaschen und hierauf in Alkohol, eventuell auch mit Aether extrahirt und dann einfach an der Luft getrocknet und bringt nun denselben auf einen Objektträger, den man auf dunkle Unterlage legt, so erscheint der Schliff für das freie Auge auffallend weiss, selbst an den dünnsten Stellen. Dies kann namentlich dann nicht übersehen werden, wenn man vor dem Auskochen, zum spätern Vergleiche, von dem ursprünglichen polirten Schliffe ein Stück abgebrochen hat und dieses nun zum Vergleiche neben den ausgekochten Schliff legt. Das nicht ausgekochte Schliffstück erscheint matt grau, an den dünnsten Stellen dunkel grau.

Bedeckt man nun die beiden Schliffstücke mit einem Deckglase und bringt dieselben unter das Mikroskop, das man mit Abbe's Beleuchtungsapparat mit der Blendungsscheibe für dunkles Gesichtsfeld versehen hat und untersucht nun, etwa mit System C von Zeiss, so erscheint der ausgekochte Schliff überall hell bläulichweiss, selbst an den dünnsten Stellen noch fast gleichmässig hell bläulich grau. Nicht so das nicht ausgekochte Schliffstück. Nur an den dicksten Stellen ist dasselbe fast rein weiss. An den dünnen Stellen sieht man die Knochenkörperchen und das von denselben ausgehende Geäder der Knochenkanälchen weiss leuchten, dazwischen aber, fast ebenso schwarz wie das Gesichtsfeld, die dunkle Grundsubstanz des Knochengewebes.

Untersucht man nun bei durchfallendem Lichte, so findet man alle Stellen, die bei auffallendem Licht bläulichweiss bis grau waren, nun braunschwarz bis hellbräunlich. Der ausgekochte Schliff lässt an den dicksten Stellen wegen seiner Undurchsichtigkeit nur schwer oder gar nicht die Knochenkörperchen und ihre Ausläufer erkennen. An den dünnen Stellen erscheint der Schliff mehr weniger braun, nur die Knochenkörperchen und ihre Ausläufer sind rein schwarz und treten dadurch ziemlich deutlich hervor. Der nicht ausgekochte Schliff lässt dagegen auch an den dickeren Stellen die schwarzen Knochenkörperchen mit ihren Ausläufern deutlich hervortreten und an den dünnsten Stellen ist zwischen denselben die Grundsubstanz des Knochens fast so hell, wie das Gesichtsfeld. Diess Alles beweist zunächst, dass ein ausgekochter trockener Schliff ganz anders aussieht, als ein nicht ausgekochter. Wesentliche Bedingung für das deutliche Hervortreten dieser Unterschiede ist nur, dass die Schliffe möglichst sorgfältig polirt sind, da die geringsten Unvollkommenheiten der Politur bei

Untersuchung ganz trockener Schliffe sich sehr störend bemerkbar machen.

Geht man nun zur Untersuchung mit stärkeren Vergrösserungen über, so kann man an den ausgekochten Schliffen überhaupt nur an den sehr dünnen Stellen etwas sehen. Untersucht man die ausgekochten Schliffe für sich allein, ohne sie sofort mit den nicht ausgekochten zu vergleichen, so erhält man zunächst den Eindruck, dass man die ganze Knochenstruktur ebenso sähe, wie an einem unveränderten Knochen. Handelt es sich um eine Stelle, an welcher eine Lamelle in der Flächenansicht vorliegt, so sieht man anscheinend ein System von netzartig sich durchkreuzenden Fäserschen mit sehr dunklen Contouren; an Querschnitten von Lamellen aber, je nachdem die Fibrillen des Knochengewebes der Länge oder der Quere nach getroffen sind, feine Streifen mit dunkeln Contouren oder eine dunkle Körnung und in diese — etwas schwer aufzufassende — Zeichnung eingetragen, die dunklen Knochenkörperchen mit ihren Ausläufern. Ausserdem da und dort etwas breitere Spalten oder Risse von dunklem Ansehen, die offenbar nur von zufälligen Beschädigungen der sehr brüchig gewordenen Schliffe herrühren und hie und da die von Kölliker ausführlicher beschriebenen Bündel feiner Sharpeyscher Fasern. Von diesen letztgenannten Dingen — welche mit der uns hier interessirenden Frage unmittelbar nichts zu thun haben — soll hier abgesehen werden.

Wie ist nun das eben kurz geschilderte Bild zu deuten? Kölliker fasst dasselbe offenbar so auf, dass er die glänzenden, stark lichtbrechenden in der Flächenansicht der Lamellen sich netzartig durchkreuzenden Streifen für Fibrillen und Fibrillenbündel ansicht, die dunklen Zwischenräume aber für die Contouren derselben; ich aber betrachte das stark lichtbrechende als Kittsubstanz mit den Erdsalzen, die dunklen Contouren aber für lufthaltige Röhrchen, welche im nicht ausgekochten Schliffe von den leimgebenden Fibrillen ausgefüllt sind. An den Flächenansichten von Lamellen wäre vielleicht die eine und die andere Deutung möglich; allein schon bei Betrachtung des in Rede stehenden Bildes ergibt sich eine grosse Schwierigkeit für die Kölliker'sche Erklärung. Die dunklen Contouren der stark lichtbrechenden Streifen finden sich in solcher Weise nicht am unausgekochten Schliff: es muss also, wenn man im Sinne Kölliker's die stark

lichtbrechende Substanz als fibrillär ansieht, die interfibrilläre Substanz eine auffallende Veränderung durch das Auskochen erlitten haben; es wird aber aus Kölliker's Darstellung durchaus nicht klar, welcher Natur dieselbe sein soll. Dass die dunklen Contouren von Luft in feinsten Räumen herrühren, schliesse ich zunächst daraus, dass diese Contouren hellröthlich werden bei tiefer Einstellung, tief schwarz bei hoher Einstellung. Sie verhalten sich ebenso, wie die überall gleichzeitig sichtbaren Knochenkanälchen. Der einzige Unterschied ist der, dass die Fokusverschiebung, welche nothwendig ist, um ein Knochenkanälchen röthlich erscheinen zu machen, grösser ist, als diejenige, welche bereits die fraglichen Contouren röthlich erscheinen lässt, was sich in einfacher Weise erklären würde, wenn man eben annimmt, dass diese dunklen Contouren lufthaltige Röhrchen von geringerem Durchmesser, als die Knochenkanälchen, mit welchen sie sich kreuzen, sind. Das zuletzt beschriebene Verhalten lässt sich nur mit sehr starken Vergrösserungen, am besten Immersionssystemen, gut verfolgen.

Ist nun schon das Flächenbild einer Lamelle und auch der Durchschnitt einer solchen dort, wo die Faserung annähernd der Länge nach getroffen ist, der von Kölliker gegebenen Deutung nicht günstig, so wird dieselbe meiner Meinung nach völlig unhaltbar bei Betrachtung eines trockenen, ausgekochten Querschliffes eines Röhrenknochen. An den Stellen eines solchen Schliffes, an welchem man Querschnitte von Fibrillen sehen sollte, müsste man im Sinne der Deutung Kölliker's erwarten, dass stark lichtbrechende Punkte — die Fibrillenquerschnitte — ringsum von dunklen Contouren umgeben sind und dass die dunklen Contouren überall continuirlich unter einander zusammenhängen. Ich sehe aber gerade das Gegentheil. In den Maschen eines engen Netzes stark lichtbrechender Substanz sieht man isolirte dunkle Punkte und Striche, die bei hoher Einstellung schwarz, bei tiefer Einstellung röthlich erscheinen, kurz, die sich so verhalten, wie die scheinbaren Contouren der stark lichtbrechenden Fasern des Flächenbildes. Das lässt sich nur so deuten, dass die dunklen Punkte und kurzen Striche des Querschnittes den Knochenfibrillen entsprechen, die stark lichtbrechende Substanz aber einer interfibrillären Ausfüllungsmasse angehöre, wenn es anders richtig ist — worin Kölliker mit mir einverstanden ist — dass die Fibrillen

des Knochens einfache Fäserchen ohne Seitenäste und ohne Anastomosen sind. Ich gebe nun zu, dass es an einfach trocken untersuchten, ausgekochten Schliffen sehr schwierig ist, sich von dem angeführten Sachverhalte zu überzeugen, da die Strukturzeichnung nur mit sehr starken Vergrösserungen gesehen werden kann, die dunklen Punkte und Striche sehr dicht stehen, und man nur an wenigen Stellen die sichere Ueberzeugung gewinnen kann, dass es sich um isolirte Punkte beziehungsweise um Querschnitte von Röhrchen handle. Anderseits ist das stark lichtbrechende Netz keineswegs von gleichmässiger Helligkeit; stärker glänzende Knotenpunkte von weniger glänzenden Verbindungsbrücken können im Zweifel lassen, ob die stark lichtbrechende Substanz in der That ein Netz darstelle oder ob dieselbe nicht zum Theil aus isolirten Punkten beziehungsweise Faserquerschnitten bestehe. Es ist ein Strukturbild von ähnlicher Schwierigkeit, wie die Netzgerüste der Zellkerne, bei welchen man, namentlich ohne Tinktion, leicht den Eindruck erhält, als seien die Knotenpunkte des Netzes isolirte Körner. Dass der Querschnitt einer Knochenlamelle ein so schwierig zu enträthselndes Bild gibt, rührt hauptsächlich von den Durchkreuzungen der Fibrillen her, die ja — wenigstens bei menschlichen Knochen, welche ich hier allein im Auge habe — wohl immer vorhanden sind.

Viel leichter und, wie ich glaube mit Sicherheit, kann man sich aber an ausgekochten Schliffen von dem angegebenen Verhalten der dunkeln Punkte und Striche überzeugen, wenn man die Schliffe mit ganz hartem Canadabalsam theilweise aufhellt. Es scheint mir dies die beste Methode zu sein, um sich demonstrative Dauerpräparate zu verschaffen. Ich verfuhr früher so, dass ich nach der von Krukenberg[1]) gemachten Angabe zum Einschliessen von Knochenschliffen mit Erhaltung der Luft in den Knochenkörperchen und Knochenkanälchen, je einen Tropfen dickflüssigen Canadabalsams auf einen Objektträger und ein Deckglas brachte, hierauf jeden Tropfen für sich so lange erhitzte, bis er nach dem Erkalten ganz fest war. Nun kam der Schliff auf den Objektträger, das vorbereitete Deckglas wurde aufgelegt und dann Alles so viel erwärmt, dass der Balsam eben weich wurde und hierauf das Deckglas aufgedrückt. Auf diese Weise wurde die Luft im Präparate

1) Müller's Archiv 1849.

grössten Theils erhalten, nur an den Rändern des Präparates und an ganz dünnen Stellen trat Aufhellung ein. Die Präparate hielten sich einige Zeit; im Laufe der Jahre drang aber an fast allen Präparaten doch nachträglich der Balsam in fast alle feinen, lufthaltigen Räume, nur die verhältnissmässig grossen Knochenkörperchen und ihre Ausläufer blieben meist lufthaltig. Ich verfahre daher jetzt so, dass ich ganz alten, bereits fest und krümmelig gewordenen Balsam verwende. Dabei ist es allerdings nicht möglich, alle Luft aus dem Balsam durch Erwärmen auszutreiben. Dies schadet jedoch nicht wesentlich, da man an kleinen Schliffsplittern alles in Frage kommende sehen und es ohne grosse Schwierigkeit vermeiden kann, eventuell durch wiederholtes Erwärmen und Verschieben des Deckglases, dass nicht gerade über den besten Stellen Luftblasen stehen bleiben. Bei Anwendung dieses ganz festen Canadabalsams kann man ziemlich lange erwärmen, bis endlich theilweise das Harz in den Schliff eindringt. Im letzten Frühjahre hergestellte Präparate haben sich bis heute tadellos erhalten; es ist zu hoffen, dass diese Erhaltung auf lange Zeit sich erstrecken wird. Handelt es sich nur um eine momentane Anschauung, so braucht man dieses umständliche Verfahren nicht, dickflüssiger Canadabalsam oder Dammarlack hellen erst nach einiger Zeit den Schliff auf.

An solchen Präparaten tritt nun vor Allem, wenn sie theilweise aufgehellt sind, der Luftgehalt ausgekochter Schliffe ungemein deutlich hervor wegen des grellen Contrastes zwischen Hell und Dunkel, während an dünnen trocken untersuchten Schliffen die im Ganzen oft mehr lichtbräunliche als schwarze Farbe leicht zu der Meinung veranlassen kann, es sei ausser den Knochenkörperchen und ihren Ausläufern, die, wie Kölliker zu Gunsten seiner Ansicht betont, stets sehr dunkel erscheinen, nichts Lufthaltiges da. Allein diese relative Helligkeit der Grundsubstanz lufttrocken untersuchter, ausgekochter Schliffe, rührt wohl vorzüglich daher, dass die sehr nahe aneinanderliegenden lufthaltigen Röhrchen Erscheinungen der Beugung bewirken, wie ein feines Gitter und davon rührt wohl auch die bräunliche Färbung her, welche namentlich bei schwächeren Vergrösserungen sehr auffallend ist, während sie bei sehr starken Vergrösserungen mehr zurücktritt, ohne jedoch gänzlich zu verschwinden. Die Erscheinung ist wohl analog jener Braunfärbung, welche z. B. trockene Pleurosig-

maschalen in freilich viel reinerer Weise zeigen. Pleurosigma angulatum erscheint, trocken untersucht, in durchfallendem Lichte braun, sobald es mit einem Objektive angesehen wird, dessen Oeffnungswinkel zu klein ist um die Struktur aufzulösen; es wird aber farblos, sobald ein Objektiv angewendet wird, welches die Struktur deutlich sichtbar macht. Die Knochenkanälchen geben diese Erscheinung auch, wenn man mit einem schwachen Objektive (etwa B Zeiss) dickere Stellen eines polirten lufttrockenen Schliffes, welche möglichst parallel laufende Kanälchen enthalten, betrachtet. Die Erscheinung fehlt aber an dünnen Stellen, weil dort die Kanälchen stets relativ weit auseinander (nicht übereinander) liegen und jedes einzelne Kanälchen erscheint dann rein schwarz. Dass die Knochenkanälchen an sehr dünnen Stellen ausgekochter Schliffe sich ebenso verhalten, hängt wohl von dem, im rein lamellösen Knochen aufeinander senkrechten Verlaufe der Knochenfibrillen einerseits und der Knochenkanälchen andererseits ab. Durch diesen Umstand bleibt das optische Verhalten der Knochenkanälchen bis zu einem gewissen Grade unabhängig von den an Stelle der Knochenfibrillen getretenen lufthaltigen Röhrchen.

Ueber diese in den angedeuteten, complicirten optischen Erscheinungen begründeten Schwierigkeiten hilft nun die Betrachtung der theilweise aufgehellten, ausgekochten Schliffe hinweg.

Betrachtet man nun zunächst eine ganz aufgehellte Stelle, welche durchaus von Balsam infiltrirt ist, so unterscheidet sich eine solche nicht wesentlich von einer ebenso aufgehellten Stelle eines nicht ausgekochten Schliffes. Verschiebt man aber das Präparat und sieht nun eine nicht aufgehellte Stelle an, so erscheint diese tief dunkelbraun bis schwarz. Da diese dunkle Färbung durch fortschreitende Aufhellung gänzlich verschwindet, so kann man unter Berücksichtigung der vorher dem Schliffe zu Theil gewordenen Behandlung wohl kaum an etwas anderes denken, als dass es sich um allmähliche Verdrängung von Luft aus feinen Räumen durch den Balsam handle. Das Wichtigste sind aber an solchen theilweise aufgehellten Präparaten die Uebergangsstellen von Hell in Dunkel. Sucht man an einem Längsschliffe (vergl. Fig. 2) eine geeignete Stelle auf, so sieht man dunkle Knochenkörperchen mit von denselben in fast paralleler Richtung ausstrahlenden Knochenkanälchen. Mit den letzteren sich fast senkrecht kreuzend sieht man einzelne dunkle kurze Striche oder

Gruppen von solchen, welche gegen die nicht aufgehellte Stelle des Präparates sich immer dichter aneinander drängen, bis endlich das Bild in ähnlicher Weise unklar wird, wie am einfach lufttrockenen Präparate. Man kann nicht im Zweifel darüber sein, dass die einzelnen und gruppenweise stehenden, die Knochenkanälchen kreuzenden Striche Stellen sind, welche in übrigens aufgehellter Umgebung den Luftgehalt bewahrt haben. Untersucht man mit einer Oelimmersion, so überzeugt man sich mit Leichtigkeit, dass die dunklen Striche Röhrchenabschnitte sind, welche bei hoher Einstellung schwarz, bei etwas tieferer Einstellung hell röthlich erscheinen, sich also gerade so verhalten, wie die Knochenkanälchen, welche man zum Vergleiche daneben hat. Nur muss man bei den Knochenkanälchen den Tubus etwas mehr nach unten verschieben, damit sie hell röthlich werden, was beweist, dass die fraglichen lufthaltigen Röhrchen dünner sind, als die Knochenkanälchen. Untersucht man einen in analoger Weise behandelten Querschliff (Fig. 1), so sieht man an geeigneten Stellen zwischen den Knochenkanälchen einzelne isolirte dunkle Punkte und Gruppen von solchen, die bald kreisrund, bald kurz strichförmig erscheinen und wieder dasselbe Verhalten bei Verschiebung des Tubus zeigen, wie es eben beim Längsschliffe geschildert wurde.

Steht es so ausser Zweifel, dass am ausgekochten Schliffe lufthaltige Röhrchen nachgewiesen werden können, welche der Lage nach den Knochenfibrillen entsprechen, so obliegt es mir nun noch zu erörtern, ob diess auch der Grösse und Anordnung nach der Fall ist. Wir kommen nun zunächst auf den schwierigen Punkt der Bestimmung des Durchmessers der Knochenfibrille.

Ich habe in meiner Abhandlung von unmessbar feinen Knochenfibrillen gesprochen und in allen meinen damaligen Abbildungen die Knochenfibrillen als einfache Punkte und Striche dargestellt. Dem gegenüber betonte Broesike[1]), dass die Fibrillen doch wohl dicker seien, als ich sie mir vorstellte, Kölliker wiederum meint, dass die Fibrillen dichter stehen, als ich sie abbilde. Ich habe nun diesen Punkt mit den besten Vergrösserungen die ich hatte, mit Oelimmersion $^{1}/_{20}$" von Reichert und mit dem vorzüglichen Oelimmersionsystem $^{1}/_{24}$" von Winkel, welches mir

1) Archiv f. mikrosk. Anat. XXI, p. 756.

mein College, Professor Lipp freundlichst zur Verfügung stellte, neuerdings geprüft.

Was nun zunächst die Zahl der Fibrillen in einem primären Bündel einer Lamelle anbelangt, so ist dieselbe keinesfalls eine sehr grosse. Ich untersuchte Querschnitte von nach meiner Methode entkalkten Röhrenknochen. Die allerdünnsten Bündel finde ich wiederum nur etwa 2 μ dick. In diesen feinsten Bündeln zähle ich 4—6 Fibrillen, wobei ich allerdings gestehen muss, dass die Zählung sehr unsicher ist, da man niemals bei einer und derselben Einstellung die in diesem Ealle als lichte Punkte bei hoher Einstellung sichtbar werdenden Fibrillenquerschnitte gleichzeitig deutlich sieht und die Verschiebung des Fokus sofort alles so verändert, dass man nie die beruhigende Ueberzeugung gewinnt, nichts doppelt und doch Alles gezählt zu haben. Immerhin glaube ich, dass die angegebenen Zahlen annähernd richtig sind.

Was nun die Bestimmung des Durchmessers einer Fibrille betrifft, so war diese, wegen der auch mit Winkel's System $^1/_{24}$" stets verwaschenen Contouren, unmöglich genau zu machen. Der mögliche Fehler ist ein bedeutender, wie das weiter Folgende deutlich zeigen wird. Ich versuchte es mit Rissenden von geschabten Präparaten und schätzte den Fibrillendurchmesser auf ungefähr 0,4—0,6 μ. Bei Untersuchung in Wasser liegender polirter Querschliffe schätzte ich an Stellen, welche reine Fibrillenquerschnitte zeigten, den Fibrillendurchmesser auf 0,6 μ und die Distanz der Mittelpunkte zweier benachbarter Fibrillen auf etwa 1,4 μ, woraus sich der Zwischenraum zwischen je zwei Fibrillen mit etwa 0,8 μ ergeben würde.

Was aber die luftführenden Röhrchen in den ausgekochten Schliffen anbelangt, so kam ich beim Betrachten der Querschliffe zu dem Resultate, dass ihre Anzahl mit jener der Fibrillen eines einfach polirten Schliffes nicht nachweisbar differirt; bezüglich des Durchmessers ergab sich Folgendes. Es wurde zunächst der Werth eines Intervalles des Ocularmicrometers für verschiedene Objektive bestimmt. Für Luftlinse 8 von Hartnack war derselbe 2,0 μ. Den Durchmesser eines lufthaltigen Röhrchens schätzte ich kleiner als ein halbes Intervall, aber grösser als ein Drittel desselben. Daraus ergäbe sich als arithmetisches Mittel 0,8 μ als Fibrillendurchmesser.

Für Reichert's homogene Immersion $^1/_{20}$" war der Werth

eines Theilstrichintervalles 0,91 μ. Ich schätzte den Durchmesser eines Röhrchens kleiner als das ganze Intervall, aber grösser als die Hälfte. Daraus ergäbe sich der Durchmesser wie früher berechnet mit 0,7 μ. Mit Wasserimmersion J von Zeiss kam ich zu einem ähnlichen Resultate.

Für Winkel hom. Immers. $^1/_{24}$" war der Werth eines Intervalles 0,8 μ. Bei eingelegter Blendung schätzte ich die Röhrchen auf 0,6 μ, während sie mir bei homogener Beleuchtung mit dem Abbe'schen Beleuchtungsapparat ohne Blendung, also bei voller Ausnutzung der Oeffnung des Objektives, nur wenig mehr als die halbe Dicke eines Intervalles des Ocularmicrometers zu haben schienen, also höchstens 0,5 μ. Ich kam also bei Anwendung immer stärkerer Vergrösserungen und mit dem besten Objektive mit Aenderung der Beleuchtung auf immer kleinere Zahlen, die jedenfalls so viel beweisen, dass man nicht behaupten kann, die fraglichen lufthaltigen Röhrchen seien grösser, als die Fibrillen eines entkalkten Präparates. Diese Messungsresultate sind theoretisch begreiflich, wenn man bedenkt, dass im Bereiche der Zehntelmikromillimeter die Gränze der mikroskopischen Unterscheidbarkeit zweier Punkte liegt. Die Contouren müssen ausserdem um so verwaschener und daher die Grössenüberschätzungen um so bedeutender werden, je schwächer das Objektiv und je unvollkommener sein Correktionszustand ist.

Nehmen wir aber nun den Durchmesser einer Knochenfibrille resp. eines demselben entsprechenden Röhrchens mit 0,6 μ an, was eher zu viel als zu wenig ist, und nehmen wir ferner an, dass 6 Fibrillen in einem feinsten Bündel von 2 μ Durchmesser sind, was ich für zu hoch geschätzt halte, so bliebe im Querschnitte eines dünnsten Bündels immer noch nahezu die Hälfte des Raumes für interfibrilläre Substanz übrig[1]), Platz genug, für die Erdsalze, ganz abgesehen davon, dass zwischen den Fibrillenbündeln der Lamellen auch noch fibrillenlose Räume sind, die nicht ausschliesslich von Knochenkörperchen und deren Kanälchen eingenommen werden und daher ebenfalls Platz für Erdsalze bieten.

Als Hauptargument gegen meine ganze Auffassung von der Vertheilung der Erdsalze und der leimgebenden Substanz führt

1) Dies ergibt sich, wenn man den Querschnitt des Bündels sowohl als der einzelnen Fibrille als Kreis vom angegebenen Durchmesser berechnet.

Kölliker schliesslich an, „dass eine Kittsubstanz bis dahin in den Knochen nicht nachgewiesen ist und dass somit vorläufig keine andere Möglichkeit besteht als die, die Kalksalze an die leimgebende Substanz gebunden zu erachten.“

Dabei denkt Kölliker wohl in erster Linie an die fast zahllosen Knochenanalysen, welche bis in die neueste Zeit publicirt wurden. Aber alle Analysen berücksichtigen in erster Linie die Zusammensetzung der Erdsalze und die organische Substanz wird durch den Glühverlust bestimmt und in herkömmlicher Weise als Ossein oder leimgebende Substanz in Rechnung gezogen. Dass aber diese organische Substanz ausschliesslich nur Collagen sei, kann man unmöglich annehmen. Denn erstens ist bereits durch zahlreiche Forscher, am genauesten aber durch Broesike[1]) festgestellt, dass die Scheiden der Havers'schen Kanäle, der Knochenkörperchen und Kanälchen aus einer, gegen Reagentien sich nicht wie Collagen verhaltenden Substanz bestehen. Wenn auch H. E. Smith[2]) die Angabe von Broesike, dass es sich um Keratin handle, bestritten hat, so wird sich doch jedenfalls nicht mehr die Behauptung aufrecht erhalten lassen, die Substanz der genannten Scheiden sei mit Collagen identisch. Zweitens wurde von mir nachgewiesen, dass in ausgekochten Schliffen, aus welchen die leimgebende Substanz verschwunden ist, weil dieselbe eben in kochendem Wasser löslich ist, schliesslich — selbst nach noch so langem Kochen — noch ein organischer Rest übrig bleibt. Wäre dieser Rest auch Collagen, so ist nicht einzusehen, warum durch fortgesetztes Kochen in Wasser nicht alle organische Substanz aus dem Knochen ausgezogen werden kann.

Wenn Kölliker sich darauf stützt, dass die nach dem Ausziehen der Kalksalze mit Salzsäure zurückbleibende organische Substanz schliesslich beim Kochen ganz gelöst werde, um zu beweisen, dass der sogenannte Knochenknorpel nur aus leimgebender Substanz bestehe, so kann dies den angeführten Thatsachen gegenüber keineswegs überzeugen. Denn durch Behandlung mit Salzsäure werden ausser Collagen auch andere organische Substanzen, insbesondere verschiedene Eiweisskörper in einen für kochendes Wasser löslichen Zustand übergeführt.

Die einzige mir aus neuerer Zeit bekannte, rein chemische

1) l. c. und Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXVI, p. 88.

2) Zeitschr. f. Biol. Bd. XIX, p. 469.

Arbeit über die leimgebende Substanz des Knochens von H. Weiske[1]) lässt mit Grund annehmen, dass die organische Substanz des Knochens keineswegs eine einheitliche chemische Verbindung ist. Denn Weiske fand an mit Salzsäure entkalkten Knochenscheiben vom Femur des Rindes, welche durch wochenlanges Auswaschen in kaltem und schliesslich mit warmem Wasser von 50° C. von Säure befreit worden waren, dass dieselben durch einfaches Kochen in Wasser nicht gelöst wurden. Es blieb vielmehr ein Rest, der erst durch Kochen im Papin'schen Topfe bei 130° sich auflöste.

Ausserdem zeigte der zur Trockene gebrachte Rückstand beider Lösungen die Eigenschaft, dass er sich im kochenden Wasser nur theilweise löste und dass der nur quellende ungelöste Theil intensive Rothfärbung mit Millon'schem Reagens, jedoch nach Lösung in Alkali oder Säure allerdings keinen Niederschlag mit Essigsäure und Ferrocyankalium ergab. Ist also auch durch die Untersuchungen von Weiske nicht erwiesen, dass neben der leimgebenden Substanz ein Eiweisskörper in der Knochensubstanz vorhanden ist, so ist doch so viel klar, dass nicht alle organische Substanz des Knochens reine leimgebende Substanz sein kann.

Ich gebe zu, dass die von mir nachgewiesene organische Kittsubstanz, welche nach Auflösung des Collagens, respektive der Fibrillen übrig bleibt, bezüglich ihrer chemischen Natur noch gar nicht genauer bekannt ist und dass eine Untersuchung auf rein chemischem Wege wünschenswerth wäre. Ich sehe aber nicht ein, was diese Frage mit der früher erörterten zu thun hat, nämlich mit der Frage, ob die Fibrillen verkalkt sind oder nicht, welche für sich auf mikroskopischem Wege gelöst werden kann. Denn ganz abgesehen davon, dass vom rein physiologisch-chemischen Standpunkte eine chemische Verbindung der Erdsalze des Knochens mit der leimgebenden Substanz unwahrscheinlich ist[2]), muss bei histologischer Betrachtung der Frage eine Ausfüllungsmasse zwischen den Fibrillen angenommen werden, da ja ohne eine solche das Vorhandensein selbständiger, präexistirender Fi-

---

1) Zeitschr. f. physiolog. Chemie VII. Bd. 1882—83, p. 464.

2) Ich verweise in dieser Beziehung auf Hoppe-Seyler: Physiol. Chemie, Berlin 1877, Bd. I, p. 104 und C. Fr. W. Krukenberg: Vergleichend-physiol. Vorträge. Heidelberg 1886, Bd. I, p. 240.

brillen unbegreiflich wäre. Kölliker geht aber, obgleich er die fibrilläre Struktur des Knochengewebes rückhaltslos anerkennt, über diese Frage ganz hinweg.

Die Unabhängigkeit der Knochenfibrillen von den Kalksalzen wird schon durch die, insbesondere nach den sorgfältigen Untersuchungen G. Pommer's[1]) zweifellose, osteogenetische Thatsache sehr anschaulich, dass bei der Bildung des Knochengewebes zuerst ausnahmslos ein kalkfreies, aber bereits fibrilläres Gewebe auftritt, das erst sekundär Kalksalze aufnimmt.

Doch glaube ich auf weitere theoretische Erörterungen, welche die Identität von Knochen- und Bindegewebsfibrille in hohem Grade wahrscheinlich machen würden, verzichten zu sollen, da, wie gesagt, die direkte Untersuchung ausgekochter und verbrannter Knochenschliffe die Existenz der Kalksalze ausserhalb der Fibrillen sicher ergiebt.

Eine eingehende Besprechung verdienen aber noch die Polarisationserscheinungen, welche im Sinne meiner Auffassung begreiflich erscheinen, wenn man als Ursache der Doppelbrechung des Knochens die unverkalkte leimgebende Fibrille annimmt; aber ganz unverständlich bleiben, wenn man im ausgekochten und geglühten Knochen noch Fibrillen annimmt. Alle Haupterscheinungen der Doppelbrechung im Knochen lassen sich, wie ich früher ausführlich auseinandergesetzt habe, erklären, wenn man annimmt, dass die Knochenfibrille positiv einaxig doppeltbrechend sei, wie die Bindegewebsfibrille. Da diese Annahme selbst für sehr verwickelte Fälle der Knochenstruktur eine ausreichende und nie zu Widersprüchen führende Erklärung gibt, so ist ihre Richtigkeit im höchsten Grade wahrscheinlich. Da mit Erhaltung der fibrillären Struktur und ohne Quellung entkalkter Knochen dieselben Polarisationserscheinungen gibt, wie nicht entkalkter und zwar so genau, dass, wie ich an verhältnissmässig dicken Präparaten nachgewiesen habe (Metacarpusknochen von Fledermäusen)[2]), bei gleicher Dicke fast dieselbe Interferenzfarbe beobachtet werden kann, so

1) Untersuchungen über Osteomalacie und Rachitis. Leipzig bei Vogel 1885. p. 18 u. ff.

2) Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie etc. Leipzig, 1882, p. 63 u. f.

wird daraus klar, dass die Differenz der Brechungsquotienten der Fibrillen durch den Entkalkungsprozess ohne Quellung sich nicht merklich ändert. Daraus darf man schliessen, dass unmöglich massenhafte Kalksalze ein wesentlicher Bestandtheil der Fibrille sein können, weil man sich nicht denken kann, wie bei einer, in solchem Falle gründlichen Aenderung der Molekularstruktur die Differenz der Brechungsquotienten nahezu dieselbe bleiben könnte, um so weniger, als Quellung und Schrumpfung der Fibrillen eines entkalkten Knochens durch Säuren, Alkalien etc. wesentliche Aenderungen der Differenz der Brechungsquotienten hervorrufen. Dass eine imbibitionsfähige und nicht eine starre, verkalkte Fibrille die Ursache der Doppelbrechung sein muss, geht aber auch aus den Aenderungen der positiven Doppelbrechung hervor, welche ein natürliches Knochenstück zeigt, je nachdem es in Wasser, oder in Alkohol oder concentrirter Kochsalzlösung liegt [1]). Wenn nun aber die Fibrillen die positive Doppelbrechung des Knochens bedingen, so muss sich zeigen lassen, dass die Kittsubstanz mit den Kalksalzen mit dieser positiven Doppelbrechung nichts zu thun hat. Aeltere und neuere Versuche, welche ich nach dieser Seite anstellte, sprechen entschieden in diesem Sinne, obwohl noch sehr merkwürdige Polarisationserscheinungen an ausgekochten und geglühten Schliffen zu beobachten sind.

Bekanntlich hat schon v. Mohl die Beobachtung gemacht, dass feine Nähnadeln dicht aneinandergelegt zwischen den gekreuzten Nikols eines polarisirenden Mikroskopes ähnlich wirken, wie ein schwach positiv doppelbrechender Körper, dessen optische Axe der Richtung der Nadeln parallel orientirt ist.

Aehnliches sah Max Schultze an den Liniensystemen Nobert'scher Probeplatten und Quincke wies nach, dass feine Gitter zwischen zwei Nikol'sche Prismen eingeschaltet dem Lichte ähnliche Farben ertheilen, wie doppelbrechende Krystallplatten. Kurz, es können durch Beugung des Lichtes ähnliche Erscheinungen zu Stande kommen, wie durch wirkliche Doppelbrechung und Rouget und Hofmeister haben ganz allgemein die Polarisationserscheinungen, welche durch organisirte Substanzen hervorgerufen werden, auf derartige Vorgänge zurück-

---

1) l. c. p. 61.

zuführen gesucht [1]). Allein diess war über das Ziel geschossen. Durch Beugung bedingte Polarisationserscheinungen verschwinden, wenn man die Ursachen der Beugung aufhebt, was in dem Falle, wo die Beugung von abwechselnd stark lichtbrechenden und schwach lichtbrechenden Streifen, von lufterfüllten Hohlräumen oder von Erhöhungen und Vertiefungen herrührt, mit Hülfe einer aufhellenden Flüssigkeit gelingt.

So verschwindet z. B., wie M. Schultze zeigte, die anscheinende Doppelbrechung von trockenen Diatomeenschalen durch Zusatz von Canadabalsam. Wahre Doppelbrechung wird aber durch möglichste Aufhellung des Präparates nicht aufgehoben, sondern tritt nur mit um so grösserer Farbenreinheit hervor. So zeigen Muskelfasern, Bindegewebsbündel, Knochenschliffe und mit Erhaltung der Struktur entkalkte Knochen sehr energische positive Doppelbrechung, wenn man sie mit Terpentinöl, Nelkenöl, Canadabalsam, Dammarlack etc. möglichst durchsichtig macht, wobei natürlich die Bedingungen für Beugungserscheinungen kaum mehr vorhanden sind [2]).

Untersucht man nun gut ausgekochte oder geglühte Knochenschliffe, so zeigt sich Folgendes.

Trocken untersucht zeigen die Schliffe, so weit wegen ihrer Undurchsichtigkeit überhaupt eine Farbe wahrgenommen werden kann, anscheinend sehr starke positive Doppelbrechung, wobei die Längsrichtung der Fibrille, wie auch stets im Folgenden, als Richtung der optischen Axe supponirt wird. Durch Wasser und Alkohol sinkt die anscheinende Doppelbrechung bedeutend, sie verschwindet fast vollständig durch Glycerin. Durch Nelkenöl, Xylol, Dammarlack, Canadabalsam und Schwefelkohlenstoff wird sogar die Doppelbrechung schwach negativ. Es kann sich bei diesen Aenderungen der Polarisationserscheinungen durch die genannten Flüssigkeiten um keinerlei bleibende, molekulare Veränderungen der Substanz handeln, was ja von vornherein unwahrscheinlich ist, denn man kann stets die ursprüngliche anscheinend stark positive Doppelbrechung durch Auswaschen des Schliffes in Alkohol und neuerliches Trocknen wieder herstellen.

1) Vergl. l. c. p. 2 u. ff.

2) Absolut wegfallen können die Beugungserscheinungen theoretisch nur dann, wenn gar kein Wechsel von stärker und schwächer lichtbrechenden Stellen nach der Aufhellung vorhanden ist.

Diese Thatsachen lassen sich begreifen, wenn man die Polarisationserscheinungen ausgekochter und geglühter trockener Schliffe als Beugungserscheinungen auffasst, und annimmt, dass so behandelte Schliffe nicht mehr positiv doppelbrechend seien; sie sind aber unverständlich, wenn man auch noch den gut ausgekochten und geglühten Schliffen positiv doppelbrechende Eigenschaften zuschreibt. Für mich ist das Verhalten eines Knochenschliffes im Polarisationsapparate nach vollständiger Aufhellung in Dammarlack oder Canadabalsam die sicherste Controlle dafür, ob die Fibrillen des Knochengewebes vollständig zerstört sind oder nicht. Ist der Schliff unter diesen Umständen positiv doppelbrechend, so sind die Fibrillen intakt oder nicht völlig zerstört, wirkt er schwach negativ, so sind sie nicht mehr vorhanden. Denn dass die wirkliche wahre positive Doppelbrechung der Knochensubstanz von den Fibrillen herrührt, halte ich für eine Hypothese, die so gut begründet ist, als irgend eine.

Woher rührt nun aber die schwach negativ doppelbrechende Wirkung gut ausgekochter und genügend geglühter Schliffe? Diese negative Doppelbrechung kann nicht als Beugungserscheinung erklärt werden, denn sie bleibt dieselbe, wenn man z. B. Xylol anwendet, das schwächer bricht, als die ausgekochte Knochensubstanz oder Schwefelkohlenstoff, der schon sehr merklich stärker bricht, wie man bei Betrachtung der mit den betreffenden Flüssigkeiten angefüllten Knochenkörperchen und Knochenkanälchen sehen kann. Es scheint mir nur die eine Erklärung möglich zu sein, dass die Erdsalze des Knochens für sich allein eine sehr schwache negative Doppelbrechung bedingen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Erdsalze einaxig negativ doppelbrechend sind und die optische Axe mit der Längsrichtung der Fibrillen parallel geht. Dafür spricht, dass Stellen ausgekochter etc. Schliffe, welche den Querschnitten der Fibrillen entsprechen, zwischen gekreuzten Nikols keine deutliche Erscheinung der Doppelbrechung geben, indessen wäre es bei der überhaupt schwachen Doppelbrechung sehr wohl möglich, dass es sich um eine optisch zweiaxige Substanz handle. Aber es genügt zur Erklärung der Erscheinungen, dass die Kittsubstanz mit den Erdsalzen für sich allein schwach einaxig negativ doppelbrechend sei, mit derselben Axenrichtung, welche auch den positiv einaxigen Fibrillen zukommt. Die Gesammtheit der Polarisationserscheinungen lässt sich dann folgendermassen zusammen-

fassen: In einem Knochenschliffe, der die leimgebenden Fibrillen intakt enthält, herrscht stark positive Doppelbrechung, weil die starke Doppelbrechung der Fibrillen bei weitem die sehr schwache negative Doppelbrechung der kalkhaltigen Kittmasse übercompensirt. Diese starke positive Doppelbrechung wird nicht aufgehoben, mag man was immer für aufhellende Flüssigkeiten — vorausgesetzt dass sie die leimgebenden Fibrillen nicht zerstören — anwenden; daraus folgt, dass es sich nicht um ein Beugungsphänomen, sondern um wirkliche positive Doppelbrechung handelt.

Kocht man Schliffe gut aus oder glüht dieselben hinreichend lange, so werden die positiv doppelbrechenden Fibrillen zerstört und es kommt die negative Doppelbrechung der verkalkten Kittsubstanz zur Wirkung. Trockene Schliffe sind zwar anscheinend noch stark positiv doppelbrechend; allein diese scheinbare Doppelbrechung verschwindet, wenn man hinreichend stark aufhellende Flüssigkeiten anwendet, woraus sich ergibt, dass es sich nun nicht mehr um wahre positive Doppelbrechung handelt, sondern um ein Beugungsphänomen. Dagegen tritt nun erst die bis dahin verdeckte, durch die Beugungspolarisation überkompensirte schwach negative Doppelbrechung der verkalkten Kittsubstanz deutlich zu Tage.

Da Kölliker den diesen Auseinandersetzungen zu Grunde liegenden Thatbestand nicht constatiren konnte, so muss ich annehmen, dass er entweder bei seinen Polarisationsuntersuchungen nur ungenügend geglühte und halb ausgekochte Schliffe, in welchen die leimgebende Substanz noch zum Theil erhalten war, untersuchte, oder auf die zur Aufhellung verwendete Flüssigkeit zu wenig Gewicht legte. Denn darin stimmen ja unsere Beobachtungen überein, dass trockene, in Wasser oder Alkohol untersuchte, ausgekochte und geglühte Schliffe im Allgemeinen positiv doppelbrechend zu sein scheinen, wie gewöhnliche Schliffe.

Ich habe alle meine in Dammerlack und Canadabalsam eingeschlossenen gekochten und geglühten Schliffe, welche zum Theil jüngst angefertigt, zum Theil aber schon 12 Jahre alt sind, neuerdings unter dem Polarisationsapparat untersucht und dieselben durchgehends negativ wirkend gefunden, nur ein Schliff, der 7 Stunden bei 120° ausgekocht war, zeigte noch einige positiv wirkende Stellen, woraus ich schliesse, dass an diesen Stellen die leimgebenden Fibrillen noch nicht ganz zerstört wurden.

An den Präparaten, die ich der Güte Kölliker's verdanke, sehe ich Folgendes. Ein in Lack liegender prachtvoller Querschliff durch die ganze Röhre des Femur und ein ähnlicher durch den Humerus, welche die Sharpey'schen Fasern ausgezeichnet schön zeigen, wirken überall deutlich positiv doppelbrechend. Sie sind aber nur schwach geglüht, die leimgebende Substanz ist daher nicht völlig in ihnen zerstört. Ein Präparat mit ganz kleinen stark geglühten Schliffsplitterchen in Dammerlack zeigt an allen Splittern deutliche negative Doppelbrechung. Ein ähnliches trockenes Präparat wirkt — offenbar durch Beugung — stark positiv.

Zu dieser Untersuchung verwendete ich Objectiv System B, einen Polarisationsapparat von Zeiss mit drehbarem Ringe auf dem Objekttische und eine Gypsplatte Roth I. O. für gekreuzte Nikols. Um mich ein für allemal vor Irrthümern bezüglich des Steigens und Sinkens der Farben zu bewahren, bezeichne ich die Gypsplatte auf ihrer Pappfassung mit einem Strich, der die Richtung der ersten Mittellinie, die Additionsrichtung angibt. Man findet diese Richtung sehr leicht, wenn man einen sehr dünnen Knochenquerschliff, an welchen Havers'sche Ringsysteme mit gut entwickelten Kreuzen zu sehen sind, über der Gypsplatte, bei gekreuzten Nikols ansieht. Die Kreuze der Havers'schen Ringsysteme zeigen dann zwei blaue und zwei gelbe Quadranten. Diejenige Richtung nun, welche den Grenzen der blau erscheinenden Lamellendurchschnitte parallel ist, ist die Additionsrichtung, oder umgekehrt, derjenige Radius der Ringsysteme, welcher senkrecht steht auf den im Maximum gelb erscheinenden Lamellensystemen, fällt in die Additionsrichtung. Allgemein gilt für den normalen Knochen, dass senkrechte Durchschnitte von Knochenlamellen, wenn sie überhaupt doppelbrechend erscheinen, mit den Lamellengrenzen der Additionsrichtung parallel gestellt, steigende Farben (also bei dünnen Schliffen violett bis hellblau), dagegen mit den Lamellengrenzen senkrecht zur Additionsrichtung, das ist in der Subtraktionsrichtung, orientirt, sinkende Farben (also bei dünnen Schliffen orange bis hellgelb) zeigen. Ich stelle mir, um nie irre zu werden, die einmal markirte Gypsplatte stets in dieselbe Lage und zwar so, dass die Additionsrichtung stets von links hinten nach rechts vorn gerichtet ist. (Polarisationsebene des Polarisators von hinten nach vorn, Polarisationsebene des Analysators von rechts nach

links.) Sehr dünne Schliffe sind, abgesehen davon, dass dicke Schliffe nach dem Glühen etc. viel zu undurchsichtig sind, schon desswegen zu empfehlen, weil nur an solchen die steigenden und sinkenden Farben im bezeichneten engen Bereiche bleiben, mit Ausnahme der trocken untersuchten ausgekochten und geglühten Präparate, die auch, wenn die Schliffe möglichst dünn sind, ziemlich hohe Farben zeigen.

Angeregt durch Kölliker's Bemerkungen, habe ich das Verhalten gekochter und geglühter Schliffe im polarisirenden Mikroskope neuerdings eingehend geprüft. Da das Auskochen immerhin sehr umständlich ist und ich mich schon früher und wieder neuerdings überzeugte, dass ausgekochte und geglühte Schliffe sich wesentlich gleich verhalten, bediente ich mich gewöhnlich der Methode des Ausglühens. Ich zog im Allgemeinen Längsschliffe von Röhrenknochen — meistens Femur vom Menschen — den Querschliffen vor, da ja an Längsschliffen im Allgemeinen die Doppelbrechung deutlicher und gleichmässiger orientirt sich darstellt.

An Längsschliffen sind fast stets überwiegend solche Stellen, welche am unverbrannten glatt polirten Schliffe in steigender Farbe, also im Allgemeinen Blau, über der Gypsplatte Roth I. O. erscheinen, wenn die Längsrichtung des Knochens der Additionsrichtung der Gypsplatte parallel ist. Dies ist offenbar bequemer, als das wirre Bild eines Querschliffes.

Die Schliffe glühte ich stets auf offenem Platinbleche mit einem Bunsenbrenner. Ich lege den Schliff auf das Blech, fasse dasselbe mit einer Tiegelzange und nähere es vorsichtig der klein gehaltenen Flamme. Im Beginn der Verkohlung geschieht es sonst leicht, dass der freiliegende Schliff vom Bleche herabgeschleudert wird. Der Schliff wird erst kohlschwarz, dann wieder heller. Er muss so lange geglüht werden, bis er ganz weiss erscheint, was in der Regel in weniger als einer Minute, wobei das Platinblech rothglühend wird, erreicht wird. Manchmal ereignet es sich, dass eine Schliffstelle dem Weisswerden ziemlich hartnäckig widersteht, namentlich bei grösseren Schliffstücken; es sind daher kleinere Schliffstücke vorzuziehen.

Bringt man nun den Schliff trocken unter das polarisirende Mikroskop, so zeigt er anscheinend energische positive Doppelbrechung. In der Additionslage bis Roth II. O. und mehr, in der Subtraktionslage bis Schwarz I. O. Das ist am schwierigsten zu sehen, weil

der Schliff an sich sehr dunkel ist und die Farben daher nur undeutlich hervortreten.

Wasser- oder Alkoholzusatz lässt den Schliff schwächer positiv, fast wie den unverbrannten, erscheinen. Additionslage Blau II. O. Subtraktionslage Gelb I. O.

Glycerin hebt die Doppelbrechung fast auf; schliesslich wird der Schliff stellenweise sehr schwach negativ an dickeren Stellen. Terpentinöl, Nelkenöl, Bergamottöl, Olivenöl. Xylol, Dammarlak, Canadabalsam und Schwefelkohlenstoff machen den Schliff deutlich negativ. Additionslage Gelb I. O. Subtraktionslage Blau II. O. an günstigen Stellen durch den ganzen Schliff.

Wesentliche Bedingung für das Gelingen des Versuches ist: 1. Genügendes Ausglühen. So lange der Schliff noch schwarz oder auch nur kaffeebraun ist, ist offenbar die organische Substanz noch nicht zerstört. Solche Schliffe zeigen daher auch nach der Aufhellung noch schwach positive Doppelbrechung. Nur weiss geglühte Schliffe zeigen die Erscheinung rein. Hat man an einem Schliffe weiss geglühte und noch braune Stellen nebeneinander, so erscheint der Schliff nach Aufhellung in Nelkenöl etc. theils positiv, theils negativ.

2. Besondere Sorgfalt ist auf das Aufhellen zu verwenden. Bringt man einen geglühten Schliff aus Alkohol in Terpentinöl oder Bergamottöl, so kann man oft viele Stunden warten, bis die negative Wirkung eintritt. Während der Aufhellung hat man dann aus einem anderen Grunde, wie früher, positive und negative Stellen neben einander. Man darf nicht glauben, ein Versuch sei meinen Angaben widersprechend ausgefallen, wenn die betreffende stark aufhellende Flüssigkeit nicht nach wenigen Minuten die erwartete Wirkung hervorbringt. Nach Stunden, eventuell Tagen wird sie aber sicher eintreten. Wenn man bedenkt, um wie zahllose feine Räume in einer nur porösen, aber nicht imbibirbaren Substanz es sich handelt, wird man im Allgemeinen begreifen, dass die vollständige Austreibung der einen Flüssigkeit durch die andere längere Zeit in Anspruch nehmen kann. Diess habe ich selbst früher zu wenig berücksichtigt und so kam es, dass ich mit Terpentinöl wohl ein starkes Absinken der positiven Färbung z. Th. bis auf Null, aber keine negative Färbung bemerkte.

Erst jetzt überzeugte ich mich bestimmt, dass auch Terpentinöl die geglühten Schliffe schwach negativ macht.

Nachdem ich einmal diesen Umstand genügend kennen gelernt hatte, gab ich die zu prüfende Flüssigkeit immer direkt auf den ganz trockenen geglühten Schliff, weil dann die Aufhellung viel rascher erfolgt, als wenn erst Alkohol aus dem Schliff verdrängt werden muss.

Relativ am leichtesten dringt von den genannten Flüssigkeiten in den trockenen Schliff Nelkenöl und Schwefelkohlenstoff, am schwersten Glycerin[1]) ein. Noch bemerke ich, dass die Untersuchung, falls man den Schliff für mehrere Flüssigkeiten benutzen will, ohne Deckglas ausgeführt werden muss, denn beim Auflegen eines solchen werden die Schliffe jedesmal zertrümmert, weil sie ungemein brüchig sind.

Anschliessend an die Besprechung der merkwürdigen Polarisationserscheinungen, welche ausgekochte und geglühte Knochenschliffe zeigen und welche, wie gesagt, durch die Annahme ihre Erklärung finden, dass eine negative, wahre Doppelbrechung bei Untersuchung trokener Schliffe oder in schwach lichtbrechenden Flüssigkeiten (Wasser, Alkohol) durch Erscheinungen der Beugungspolarisation verdeckt wird, möchte ich noch einer analogen Erscheinung gedenken, welche die Richtigkeit der gegebenen Erklärung noch weiter zu stützen geeignet ist.

In meinen Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie etc. habe ich nachgewiesen, dass zähflüssiges Kirschgummi — im Gegensatze zu Glas, Leim und den meisten anderen isotropen Substanzen — durch Druck positiv doppelbrechend, durch Zug negativ doppelbrechend wird[2]). Zieht man zähflüssiges Kirschgummi unter absolutem Alkohol zu einem Faden aus, so wird der Faden negativ doppelbrechend in Bezug auf die Zugrichtung als optische Axe und bewahrt diese negative Doppelbrechung auch nach der Erhärtung in Alkohol. Indem der Faden während des Ziehens in Alkohol gerinnt, nimmt er aber eine faserige Struktur an. Es sind also dann viele Fasern parallel der Längsrichtung des Fadens vorhanden, welche durch feine, schwächer brechende Zwischenräume getrennt sind. Dadurch ist wieder die Bedingung für Polarisation durch Beugung gegeben. In der That sieht man nun bei der Untersuchung in Alkohol im polarisirenden Mikroskope

1) Für Glycerin ist vorausgehende Alkoholbehandlung vorzuziehen.

2) p. 24 u. f. und p. 228.

mit eingelegter Gypsplatte Roth I. O., dass der Faden der Additionsrichtung parallel gelegt, an vielen Stellen violette bis blaue Färbungen zeigt, also anscheinend optisch positiv wirkt. Sobald man aber den Faden mit Nelkenöl aufhellt, verschwindet die positive Färbung und macht einer deutlich negativen Platz; der Faden erscheint jetzt Orange bis Hellgelb in der Additionslage und Violett bis Hellblau in der Subtraktionslage. Das Aufhellen bringt also auch in diesem Falle erst die wahre Doppelbrechung zur Geltung, während die täuschende Beugungspolarisation verschwindet.

Zu den beiden Abbildungen möchte ich schliesslich noch Folgendes bemerken. Eine Abbildung dessen, was man wirklich sieht, ist bei einer so feinen Struktur, wie überhaupt bei den meisten mikroskopischen Abbildungen bei starken Vergrösserungen unmöglich. Es kann sich nur darum handeln das möglichst genau darzustellen, was sich mit Hülfe der Mikrometerschraube erkennen lässt. Es wechseln auf kleinstem Raume stark und schwach lichtbrechende Stellen und wollte man diese getreu darstellen, so würde diess ein wirres Bild geben, da ja der Beschauer der Zeichnung aus der Vertheilung von Hell und Dunkel nicht entnehmen könnte, was der stark, was der schwach brechenden Substanz angehört. Da je nach der Einstellung die stark lichtbrechende Knochensubstanz und die mit schwächer brechendem Balsam infiltrirten Knochenkanälchen und Fibrillenröhren und die noch Luft enthaltenden Theile ganz verschiedene Lichtvertheilung an nahe aneinander liegenden Stellen zeigen, wurde die Annahme gemacht, dass alle dargestellten Theile in derselben (hohen) Einstellungsebene sich befinden und es wurden allgemein 1. die Luft ganz dunkel, 2. die schwach brechenden mit Balsam erfüllten feinen Röhrchen als graue Punkte und Striche und 3. die stark lichtbrechende verkalkte Substanz ganz weiss gelassen. Bei oft wiederholtem Ansehen komme ich immer wieder zu dem Resultate, dass die Fibrillen durch Zwischenräume verkalkter Substanz getrennt sind, welche mindestens so breit, eher etwas breiter, als der Fibrillendurchmesser sind. Bei der gewählten Vergrösserung ist der Durchmesser der Fibrille sicher nur wenig mehr als ein Drittelmillimeter, der Querschnitt erscheint daher als Punkt, wie ihn ein nicht scharf gespitzter mittelweicher Bleistift giebt. Vergleicht man diese Abbildungen mit meinen älteren, so wird man keinen grossen

Unterschied finden; nur habe ich die Fibrillen früher etwas weniger dicht aneinander gezeichnet, da ich damals auf Zählungen mich nicht eingelassen hatte. Im Vergleiche zu Kölliker's Fig. 3 l. c. unterscheidet sich mein Bild der Fibrillenquerschnitte wesentlich. In der genannten Figur Kölliker's stehen die Fibrillen ganz zweifellos viel zu dicht. Mit dieser Figur stimmen übrigens Kölliker's eigene Figuren 4 und 5 nicht überein, an welchen eine viel weniger dicht stehende Punktirung, welche der von mir gegebenen eher entspricht, sich findet. Weder aus der Erklärung der Abbildungen, noch aus dem Texte ist jedoch der Grund der verschiedenen Darstellung zu entnehmen, die um so räthselhafter erscheint, als Fig. 3 und 4 nach demselben Schliffe gezeichnet sind.

Endlich bemerke ich noch ausdrücklich, dass die aufgehellten Partien meiner beiden Abbildungen, wenn sie nach einem nicht ausgekochten Schliffe gezeichnet worden wären, dasselbe Bild geben würden, woraus sich ohne Weiteres ergiebt, dass Grösse und Vertheilung der lufthaltigen Punkte im ausgekochten Schliffe mit jener der Fibrillen des unveränderten Schliffes übereinstimmen.

Erklärung der Figuren auf Tafel XI.

Fig. 1. Stück eines Havers'schen Lamellensystemes aus einem Querschliffe, der mit Wasser im zugeschmolzenen Glasrohre 12 Stunden bei 120° Cels. digerirt wurde. Präparat in hartem Canadabalsam; theilweise lufthaltig, theilweise aufgehellt. a a' lufthaltige Partie, b b' theilweise aufgehellte Partie des Schliffes. In letzterer stellenweise einzelne schwarze (lufthaltige) Punkte und Punktgruppen, welche Querschnitten von Röhrchen entsprechen, in welchen Fibrillen enthalten waren; in den gestreiften Lamellen kurze schwarze (lufthaltige) Striche, welche Schrägschnitten von Fibrillenröhrchen entsprechen. c Lumen des Havers'schen Canales.

Fig. 2. Längsschliff, ebenso behandelt wie der Querschliff in Fig. 1. a a' noch lufthaltige Partie, b b' theilweise aufgehellte Partie des Schliffes mit deutlich sichtbaren lufthaltigen Strichen, entsprechend den Röhrchen, in welchen Fibrillen enthalten waren.

Beide Präparate stammen von der Diaphyse des Femur des Menschen. Knochenkörperchen und Knochenkanälchen, sowie die Lamellengrenzen in Fig. 1 sind mit der Camera entsprechend dem beigefügten Maasstabe (ca. 700 Ver.) gezeichnet.

(Aus dem anatomischen Institut zu Rostock.)

Beiträge zur Anatomie des Ohres.

Von

Dr. **Hermann Bulle,** prakt. Arzt in Cuxhaven.

Hierzu Tafel XII.

Ueber das Epithel und die Drüsen der Paukenhöhle, namentlich der menschlichen, herrscht in den Lehrbüchern wenig Uebereinstimmung und es war zunächst der Wunsch, zur Schlichtung dieser Differenzen beizutragen, welcher die Untersuchungen hervorrief, deren Resultate in der folgenden Arbeit niedergelegt sind. Da sich aber im Laufe der Untersuchungen eigenthümliche Formverhältnisse der Paukenhöhle herausstellten, welche mir in der Literatur nicht genügend berücksichtigt zu sein scheinen, — da ferner neue. in der mir zugänglichen Literatur noch nicht erwähnte drüsenähnliche Anhänge am Sacculus zur Beobachtung kamen, so konnte auch deren Darstellung nicht unterbleiben. Es zerfällt demnach die Arbeit in vier Abschnitte über:

1) die Form, 2) das Epithel, 3) die Drüsen } der Paukenhöhle,
4) die drüsenähnlichen Anhänge des Sacculus.

Das Material, welches mir zu Gebote stand, war nicht sehr gross; es bestand aus 2 Schläfenbeinen von erwachsenen Menschen, — einem von einem ca. 30jährigen Weibe, einem von einem ca. 40jährigen Manne —, den beiden gleichen Knochen eines 4 monatl. und einem eines 7monatl. Fötus; ferner aus Schläfenbeinen von Ratten, Kaninchen, Meerschweinchen und Katzen.

Die angewandte Methode war neben Untersuchung der gut ausgebreiteten, frisch herauspräparirten Paukenhöhlenschleim-

haut bei Zusatz von Wasser, oder nach Versilberung, ferner neben der Betrachtung von Schnitten der isolirten und im ausgespannten Zustande in Chromsäure gehärteten Schleimhaut hauptsächlich die Untersuchung von Serienschnitten durch die entkalkten Felsenbeine. Die Entfernung der Salze geschah durch 2proc. öfter erneuerte Chromsäurelösung — bei dem Gehörorgan der 30jähr. Frau und mehrerer Thiere —, durch concentrirte Pikrinsäurelösung bei den embryonalen Organen, durch ca. 3proc. Salzsäure bei einigen Thieren. Zum Zwecke der Anfertigung der Serienschnitte wurden die entkalkten Präparate in bekannter Weise in Paraffin eingebettet. Färbungen geschahen mit Bismarckbraun, Alaunkarmin oder Pikrokarmin[1]).

Ist nun auch die Zahl der untersuchten Organe, namentlich vom Menschen, nur eine kleine, so habe ich dafür die Untersuchung desto sorgfältiger ausgeführt und durch meine Schnittserien Präparatenreihen erhalten, die absolut zweifellose Resultate liefern. Ich möchte dies ganz besonders betonen, um mich denjenigen Untersuchern gegenüber zu rechtfertigen, welche die Resultate ihrer Untersuchungen dadurch stützen, dass sie dieselben an ganzen Heeren von 500 und mehr Schläfenbeinen ausgeführt haben, wie Wendt und Valtolini. Diese Autoren, namentlich ersterer, haben die Schleimhaut herauspräparirt und theils frisch ausgebreitet betrachtet, theils gehärtet und zwischen Hollundermark geschnitten. Diese Methode hat meines Erachtens zwei grosse Fehler: 1) kann sie niemals die gesammte Paukenhöhlenschleimhaut zur Untersuchung bringen wegen der (nachher gleich zu besprechenden) zahlreichen und complicirt geformten Unebenheiten namentlich des die Drüsen enthaltenden Bodens dieser Höhle; 2) erlaubt sie keine oder mindestens keine genaue Bestimmung darüber, an welchem Punkte des Cavum tympani diese oder jene Stelle des isolirten Schleimhautstückes gesessen habe. Die absolute Sicherheit, alle Theile der Schleimhaut untersucht zu haben und keinem Theilchen derselben eine falsche Lagerstelle angewiesen zu haben, giebt eben nur die Untersuchung einer Serie von Schnitten durch die ganze Höhle und ihre knöchernen Wände.

---

1) Näheres in meiner Dissertation: „Beiträge zur Anatomie des Ohres.“ Rostock 1886.

Form der Paukenhöhle.

Zur Beschreibung der Form der Paukenhöhle übergehend, will ich mit der Darstellung der fötalen Verhältnisse beginnen. Auf der ganzen Schnittserie, welche durch 2 Gehörorgane eines 4 monatlichen Embryo gelegt wurde, erscheint die Paukenhöhle als ein langgezogener, spaltenförmiger, am obern und untern Ende scharf auslaufender Raum. Der äussern, nach innen zu concaven Wand ist das Promontorium bis auf einen kleinen, wahrscheinlich mit Schleim und Zellendetritus gefüllten, Zwischenraum genähert.

Dass beim Fötus die Paukenhöhle noch nicht mit freiem Lumen vorhanden sei, war schon den alten Anatomen bekannt; nur war es unklar, womit dieselbe erfüllt sei; seit Fabricius ab Aquapendente nehmen alle an, dass die Paukenhöhle im Fötalzustande Schleim in sich berge und noch Huschke sagt im 5. Bande der neuen Ausgabe von Sömmering's Anatomie 1844 p. 847: Die Paukenhöhle ist beim Neugeborenen wie beim Fötus noch mit reichlichem Schleim erfüllt und erst mit wiederholtem Athmen und Schreien desselben tritt die atmosphärische Luft durch die Eustachische Trompete in dieselbe ein und verdrängt den Schleim.

Da gelang es zuerst von Tröltsch nachzuweisen, dass nicht freier Schleim es sei, welcher die Paukenhöhle ausfülle, dass vielmehr, wie er in seinem Lehrbuch der Ohrenheilkunde sagt, die Paukenhöhle angefüllt sei von einer Wucherung des Schleimhautüberzuges und zwar der Labyrinthwand, welche ähnlich einem dicken Polster sich bis zur glatten Innenfläche des Trommelfells erstreckt und der Oberfläche derselben anliegt.

Dies Schleimhautpolster verkleinert sich nach von Tröltsch gleich nach der Geburt durch Schrumpfung und vermehrte Desquamation sowie von der Oberfläche ausgehenden Zerfall, nach Wendt theils durch die erste kräftige Inspiration, theils durch Umwandlung des gallertigen Gewebes in faserige Bindesubstanz. Die definitive Umbildung geschieht in den ersten Lebenstagen. Es muss durch die Verkleinerung des Polsters ein Lumen entstehen, das in der Höhe jenem oben erwähnten Spalt gleich bleibt, in welchem dagegen die Tiefe um so viel zunimmt, als das Polster sich verkleinert. Vor allem wird sich also das obere und untere spitze Ende abrunden, es wird sich Decke und Boden bilden.

Sehen wir uns nun die Paukenhöhle beim Erwachsenen an. Sie wird von Henle als ein Raum beschrieben, der frontal senk-

recht durchschnitten eine dreieckige Form zeige, indem unten die äussere Wand mit der inneren einen spitzen Winkel bilde; dieser Winkel runde sich aber von vorne nach hinten zu stark ab, so dass man von einem Boden der Paukenhöhle wohl sprechen könne. Vergleiche ich hiermit meine Schnittserie, so sehe ich die Paukenhöhle auf allen Schnitten als ungefähr rechteckigen Raum: die regelmässig rechtwinkelige Form wird gestört erstens durch das Promontorium, das etwa in die Paukenhöhle vorragt, und zweitens durch die geringe Concavität der äusseren Seite; ausserdem noch durch die bald zu beschreibenden Knochenfortsätze.

Auf den hintersten 31 Schnitten (vgl. Figur 1 = Schnitt 29) verhält sich die Länge der oberen und unteren Wand dieses Rechteckes (d. h. also die Länge der Decke und des Bodens) zur Länge der Seitenwände wie 1 : 3, die Tiefe misst im Durchschnitt 2,5, die Höhe 7,5—8 mm. Die Tiefe ist am geringsten zwischen Trommelfell und Promontorium, grösser nach oben und unten hin.

Von dem 31. Schnitt der Serie an nimmt die Höhe des Raumes immer mehr ab, während die Tiefe zunimmt. Bei Schnitt 44 (vgl. Fig. 2) sind beide gleich und messen ungefähr 5 mm. Bei 46 übertrifft die Tiefe schon die Höhe, Tiefe 5, Höhe 3 mm. Von da an nehmen beide rasch ab.

Die Umwandlung des fötalen spaltförmigen Raumes in diese rechteckige Form ist durch die Schrumpfung des Schleimhautpolsters leicht zu erklären.

Die Beschaffenheit der Wände beim Erwachsenen weist dagegen Eigenthümlichkeiten auf, welche erst als spätere Bildungen entstehen. Während nämlich die Wände beim Fötus aus einer ziemlich dicken massiven Knorpellage bestehen und nach innen eine glatte, nur mit einigen runden Hervorragungen (den spätern Gehörknöchelchen) versehene Oberfläche haben, sind sie beim Erwachsenen mit Knochenzellen besetzt, und auf diesen oft blasenartig in die Trommelhöhle vorgetriebenen Zellen erheben sich Knochenfortsätze, nadel- oder astförmig, das durch die Gehörknöchelchen, Nerven oder Schleimhautfalten verengte Lumen der Paukenhöhle noch mehr verengend und gleichsam als eine Fortsetzung der vorher erwähnten dünnen Knochenzellenwände hier weit offene Zellen, Nischen und Gruben bildend. Von der äussern Wand gehen nur im vordern Theil der Trommelhöhle solche Fortsätze aus, die sich durch ihre reichere Verästelung besonders aus-

zeichnen; auf der inneren erheben sich nur einige abgerundete Stümpfe z. B. zu beiden Seiten der chorda tympani. Die Höhe der Fortsätze an der untern und obern Wand ist verschieden; die meisten kommen nicht über 1—2 mm, andere dagegen steigen bis zur halben Höhe der Paukenhöhle empor.

Im vordern Teile der Paukenhöhle stossen nun die Fortsätze der innern und untern Wand zusammen und verschieben so das oben angedeutete Verhältniss zwischen Höhe und Tiefe des Raumes. Von der so neugebildeten untern Wand erheben sich dann wieder Fortsätze, die sich von neuem mit denen der äusseren Wand vereinigen. Wir sehen also, dass das Lumen der Paukenhöhle nur klein bleibt, besonders aber beim Menschen verhältnissmässig kleiner als bei Thieren. Denn bei diesen existiren einmal nicht die Knochenfortsätze und dann vergrössert die bulla ossa, die grosse Ausbuchtung der Pars tympanica, das Lumen sehr bedeutend.

Epithel der Paukenhöhle.

Gehen wir nun zu der Auskleidungsmembran dieses Raumes über, so treffen wir dort bei Menschen sowohl wie bei Thieren eine sehr blut- und lymphgefässreiche zarte, nur an einigen Stellen zu einem mächtigeren Stratum sich entwickelnde Schleimhaut, die, Falten, Duplikaturen und Taschen bildend, alle Vorsprünge und Gehörknöchelchen überzieht, alle Nischen auskleidet, auch das Trommelfell bedeckt und nach vorn in die Schleimhaut der Tube, nach hinten in die der cellulae mastoideae übergeht.

Welcher Art ist nun das Epithel dieser Schleimhaut? Man könnte vermuthen, dass es als eine Fortsetzung des Epithels der Tube, welches geschichtetes hohes Flimmerepithel ist, auch solches sei, oder dass es dem Epithel der cellulae mastoideae gleichend die Charactere des Plättchenepithels zeige, oder endlich, dass es eine Mittelstufe repräsentire.

In der That finden wir bei den verschiedenen Untersuchern alle drei Ansichten vertreten. Es sei mir gestattet, vor der Angabe meiner eigenen Untersuchungen die Literatur über diesen Punkt anzuführen.

Henle[1]), Gruber[2]), Luschka[3]), geben einschichtiges Platten-

1) Handb. d. Anat. d. Menschen. 2. Aufl. Braunschweig 1879.

2) Lehrb. d. Ohrenheilkunde. 1871.

3) Anatomie d. Menschen. 1867.

epithel an, von dem der letztere anführt, dass seine obersten Elemente jedenfalls nur ausnahms- und stellenweise mit Cilien besetzt seien.

Kölliker[1]), nennt als Auskleidung ein ein- bis zweischichtiges flimmerndes Plattenepithel, das am Trommelfell nur von ersterer Art und cilienlos sei.

v. Tröltsch[2]), fand Flimmerzellen nur am Boden und sah sie dort in allen Uebergangsformen vom Platten- zum Cylinderepithel.

Krause[3]), Kessel[4]) und Wendt[5]) lassen flimmernde Cylinder und Plattenepithelzellen und flimmerloses Pflasterepithel sich in die Auskleidung theilen und geben die Grenzen ihrer Reviere wie auch die Schichtung verschieden an[6]).

Betreffs des Epithels der menschlichen Paukenhöhle lehrte meine Schnittserie nun Folgendes. Auf dem Trommelfell habe ich übereinstimmend mit allen andern Untersuchern nur flimmerloses einschichtiges Plattenepithel gefunden. Die einzelnen Zellen erscheinen im senkrechten Durchschnitte als sehr niedrige breite, nach ihrem Ende zugeschärfte, in der Mitte durch ihren schmal ovalen Kern etwas aufgetriebene Platten, welche, wie sich bei Flächenansicht von mit Argentum nitricum gefärbten Schleimhäuten sehr schön ergiebt, einen bedeutend grösseren Umfang haben als die der nächsten Umgebung, wie denn auch die Kerne bei senkrechten Durchschnitten einen grösseren Abstand haben. Im hintern Theil der Paukenhöhle (Schnitt 1—13) gehen nun diese niedrigen Epithelien des Trommelfells ziemlich schnell auf der äusseren Wand der Höhle in ein mehr cubisches Epithel über. Sehen wir uns der besseren Orientirung halber einzelne Schnitte genauer an:

Schnitt 1—6 (die Paukenhöhle hat hier ungefähr die Form wie in Figur 1 von Schnitt 29). An der Anheftungsstelle des Trommelfells am Knochen, wo ziemlich hohe Schleimhaut ist, finden wir schon cubisches Epithel, das aber schon an derselben

---

1) Handb. d. Gewebelehre. 1865.
2) Lehrb. d. Ohrenheilkunde. 1867.
3) Allg. u. mikrosk. Anat. 1876.
4) Stricker's Handb. d. Lehre v. d. Geweben. 1872.
5) Archiv f. Heilkunde. 1873.
6) Speciellere Literaturangaben enthält meine Dissertation.

Wand sofort wieder in niedrige Platten übergeht, wenn auf den Knochenvorsprüngen die Schleimhaut niedriger wird. Das cubische Epithel stellt nur eine veränderte Form des Plattenepithels dar und rechne ich es schon wegen des auf kurze Strecken erfolgenden Wechsels mit den niedrigern Platten immer zu dieser Epithelform. Die Zellen haben an Höhe gewonnen, was sie an Breite verlieren, so dass jetzt beide, wie der Name (cubisches Epithel) sagt, gleich sind. Sie besitzen einen grossen runden Kern, sind an den nach der Höhle zugekehrten Ecken etwas abgerundet und bedecken ebenso wie die niedrigen Pflasterzellen nur in einfacher Lage die Schleimhaut; zwischen ihnen am Boden stehen Ersatzzellen. Jener Wechsel zwischen diesen Plattenepithelarten findet sich auf diesen Schnitten an allen 4 Wänden der Höhle; in der oberen inneren Ecke, z. B., wo die Eminentia pyramidalis mit dem Musculus stapedius in das Lumen vorspringt, so niedriges Plattenepithel, während es in den Vertiefungen wieder zum cubischen Epithel anschwillt.

Schnitt 6—13. Die Schleimhaut ist höher geworden, die Strecken cubischen Epithels haben zugenommen. An der Decke ist sehr niedriges Plattenepithel.

Schnitt 14. Das niedrige Plattenepithel des Trommelfells geht auf der äussern knöchernen Wand in flimmernde cubische Epithelien über, die indess nicht bis zur Decke resp. Boden ihre Flimmerhaare behalten, sondern in den beiden Ecken schon wieder durch flimmerlose Epithelien ersetzt sind.

Von Schnitt 15 an werden die Strecken flimmernden Epithels grösser; sie besetzen allmählich die ganze äussere Wand bis auf den untersten Theil und die halbe Decke und gehen an diesen Stellen zugleich in Cylinderzellen über (cf. Fig. 3). Diese sind schmal und hoch, haben in der oberen Hälfte einen ovalen Kern, kommen oft der Becherform nahe und haben an ihrer Oberfläche überall Flimmerhaare, die oft zu einem Büschel verklebt waren; am Boden stehen Ersatzzellen. Auch des Epithel ist einschichtig. Die Höhe der Zellen nimmt von dem hintern Theil der Paukenhöhle nach vorn allmählich zu, den häufigen Wechsel der Höhe dagegen, wie wir ihn beim Plattenepithel sahen, treffen wir hier nicht. Sehr interessant ist aber an den Grenzen der Ausbreitung der flimmernden Cylinderzellen ihr allmählicher Uebergang in flimmerlose Plattenepithelien; erstere werden allmählich niedriger und niedriger,

so dass man jetzt von flimmernden cubischen Epithelzellen sprechen kann, und diese werden dann langsam zu niedrigern auch noch kurze Strecken lang flimmernden Plattenepithelien, die aber schnell die Wimpern verlieren und so einfaches Plattenepithel darstellen. Viel schneller geht dieser Uebergang an der Grenze des Trommelfells und der äusseren knöchernen Wand vor sich. Zwischen die hohen flimmernden Cylinder der letzteren und die niedrigen Platten des Trommelfells schiebt sich nur eine kurze Reihe Zellen, von denen jede einzelne von der vorhergehenden und folgenden sichtbare Unterschiede der Grösse hat. Diesen plötzlichen Uebergang kann man bei schwacher Vergrösserung sehr gut erkennen: der dünne Epithelfaden des Trommelfells schwillt auf einer kurzen Strecke zu einem breiten Bande an.

Schnitt 29 (Figur 1; der dunklere Strich bedeutet die Ausdehnung des Cylinderepithels) Trommelfell nicht mehr getroffen. Das Cylinderepithel bedeckt jetzt die äussere Hälfte der oberen Wand und die ganze äussere Wand; am Boden treffen wir im äussern Theil aber schon wieder cubisches, auf den Knochenvorsprüngen an der untern Wand niedriges Plattenepithel. Doch wechselt auch hier wieder die Höhe fortwährend, besonders aber an der welligen Labyrinthwand: in den Vertiefungen das cubische auch dunkler erscheinende körnige Epithel mit grossem runden Kern, auf den Erhebungen dagegen das niedrige aber breite, hellere, weniger körnige Epithel mit kleinerem Kern; damit wechselt auch die Höhe der Schleimhaut (cf. infra über das Verhalten des Epithels bei den Thieren): das niedrige Plattenepithel bedeckt auch die Gehörknöchelchen, die ich freilich nur auf wenigen Durchschnitten gesehen habe, da sie sich durch die lange Procedur des Einbettens, Schneidens und Färbens aus ihrem ohnehin lockern Zusammenhange untereinander und mit der Wand gelöst hatten. Ich kann deshalb nicht behaupten, dass alle Theile der Gehörknöchelchen dies Epithel tragen, zumal ich bei Thieren, wie später zu beschreiben sein wird, Verschiedenheiten gefunden habe.

Wir wollen jetzt nur noch einen der vordersten Schnitte zur Beschreibung auswählen, Schnitt 46 (Fig. 2). Hier stellen sich die Grenzen ungefähr so fest, dass alles, was nach innen von dem von der Decke ausgehenden langen Knochenfortsatz liegt, Plattenepithel trägt, alles übrige aber flimmerndes Cylinderepithel, das ohne merkliche Veränderung in das der Tube übergeht, nur dass es

am letzteren Orte bald geschichtet wird. Das Plattenepithel, welches in dieser vorderen Gegend der Paukenhöhle die innere Hälfte auskleidet, ist ein Mittelding zwischen dem niedrigen und cubischen Plattenepithel und gleicht schon vollkommen dem, welches wir sowohl in den Zellen am Boden der Paukenhöhle als auch in den Cellulae mastoideae finden. Es ist niedriger wie das cubische, höher wie das Trommelfellepithel: die Zellen haben auf dem Durchschnitt eine schöne regelmässige, rechteckige Form mit rundem Kern, sind einschichtig und haben am Boden keine Ersatzzellen.

Das Resultat lässt sich demnach dahin zusammenfassen, dass das Flimmerepithel der Tuba Eustachii sich an der äusseren und dem lateralen Theil der oberen Wand bis gegen den Trommelfellrand fortsetzt, dass die innere und untere Wand mit Plattenepithel bekleidet ist, dass das Trommelfell selbst nur einschichtiges Plattenepithel besitzt und auch die knöchernen Wände ungefähr von der Gegend der Trommelfellmitte nach hinten nur solches tragen, welches nur hie und da zu cubischen Zellformen anschwillt; die flimmernden platten Zellformen gehören nur den Grenzregionen an.

Nicht undenkbar wäre es, dass die Angaben (Henle, Gruber, Kölliker), welche nur Plattenepithel nennen, darauf zurückzuführen wären, dass die Untersuchung sich auf die hintere Gegend der Höhle und ihre Labyrinthwand beschränkt hätte.

Die Verschiedenheit des Epithels, welche wir beim Menschen in der Paukenhöhle gefunden haben, treffen wir auch bei den Thieren, bei denen freilich im Allgemeinen das Plattenepithel vorherrschend ist. Das flimmernde Cylinderepithel aber ist nicht wie beim Menschen auf eine bestimmte Strecke vertheilt, sondern tritt besonders bei Ratten mitten in dem Gebiet des Plattenepithels hin und wieder kurze Strecken lang auf und zwar sucht es sich immer die Flächen der Schleimhaut aus, welche am gefässreichsten und höchsten sind — ganz entsprechend dem Auftreten des cubischen zwischen dem niedrigen Plattenepithel. Auf dem Promontorium sitzt, um das Vorhergesagte an einigen Schnitten zu erläutern, ein so niedriges Plattenepithel, dass man es vielleicht mit Endothel verwechseln könnte, nur sind die Platten zu breit, die Kerne sind wie die Zellen langgezogen und haben grossen Abstand von einander. Die Schleimhaut besteht fast nur aus einer periostealen Schicht und ist sehr gefässarm. Da wo auf dem Abhang des Promontoriums dieselbe sich mächtiger entfaltet und reicher

an Gefässen wird, schwellen die niedrigen Platten allmählich an, verlieren an Breite, gewinnen an Höhe: es entsteht ein mehr cubisches Epithel und in der Einsenkung zwischen dem Vorgebirge und der untern resp. obern Wand sitzt sogar ein hohes flimmerndes Cylinderepithel mit grossen ovalen Kernen und am Boden befindlichen Ersatzzellen; die Flimmerhaare waren bei Immersion ganz deutlich zu sehen, die Schleimhaut hat ungefähr die zehnfache Höhe der auf dem Promontorium erlangt.

Verfolgt man nun den weitern Verlauf des Epithels am Boden und Dach, so nimmt das Epithel bald wieder an Höhe ab und wir finden hier einen gleichen aber schnelleren Uebergang wie beim Menschen von flimmernden Cylindern zu flimmerlosen Platten, die jedoch am Dach und Boden bei weitem nicht so niedrig und breit wie am Promontorium; stellenweise trifft man auch hier wieder ein cubisches Epithel, besonders schön aber ist dasselbe auf der äussern Wand beim Uebergang auf das Trommelfell. Flimmerhaare habe ich auf der äussern Wand auch bei Immersion nirgends deutlich wahrnehmen können. Breite niedrige Schollen bedecken dann wieder das Trommelfell und die meisten Theile der Gehörknöchelchen; indessen besitzt der Amboss da, wo sich der lange schmale Fortsatz an den dicken runden Körper anlegt und so zu einer besseren Entwickelung der Schleimhaut Platz schafft, ein cubisches Epithel, und der Hammer an der Stelle, wo sich die Chorda tympani von dicker Schleimhaut eingeschlossen in einer Rinne seines Handgriffes hinzieht, begleitet von venösen und arteriellen Gefässen, sogar ein flimmerndes Cylinderepithel, das an Höhe dem der Tube nichts nachgiebt.

Es mag an diesem Beispiel genügen, um zu zeigen, dass auch bei den Thieren sich dieser Wechsel je nach der Höhe und damit dem Gefässreichthum der Schleimhaut vollzieht. Erwähnen will ich noch, dass gerade bei den kleineren Thieren, wie Ratten, Meerschweinchen und Kaninchen auffallend grosse und zahlreiche Gefässe die Schleimhaut durchziehen, von welchen selbst grössere Zweige sich bis dicht unter das Epithel hinauf drängen und an einigen Präparaten dasselbe oft faltenförmig aufheben.

Auch bei den Thieren ist ebenso wie bei den Menschen das Epithel überall einschichtig und es muss demnach die Desquamation in der Paukenhöhle wohl nur sehr sparsam vor sich gehen.

Da wir nun wissen, dass die Mittelohrauskleidung eine Aus-

stülpung der Schleimhaut des Rachens ist, liegt es nahe zu untersuchen, ob beim Fötus, wo die Zeit seit der geschehenen Ausstülpung der Paukenhöhlenschleimhaut von der des Nasenrachenraumes aus noch eine relativ kurze ist, die Beschaffenheit des Epithels noch derjenigen ähnlicher ist, welche jenen Raum auskleidet.

Die spärliche Literatur zeigt uns auch in Bezug auf diesen Punkt einander gegenüberstehende Angaben, indem v. Tröltsch dasselbe, soweit es die Labyrinthwand deckt, als schönes polygonales Plattenepithel bezeichnet, während Wendt es als cylindrisches Epithel von an verschiedenen Stellen verschiedener Höhenausdehnung beschreibt, das nur an wenigen Stellen die Form schwach abgerundeter Würfel besitze.

Uebergehend zur Beschreibung meiner Schnittserien des Schläfenbeines des viermonatl. Embryos will ich auch hier einzelne Schnitte auswählen, um an ihnen die Art des Epithels und seine Grenzen darzuthun.

Schnitt 10 (aus dem hintern Theil der Paukenhöhle). In der oberen Ecke zweischichtiges Plattenepithel, das auch ein Drittel der äusseren Wand bedeckt, dann in ein einschichtiges Plattenepithel übergeht, welches die unteren zwei Drittel der äussern Wand und die ganze innere Wand bedeckt, am Boden eine kurze Strecke zweischichtigen Plattenepithels.

Die obere Lage des zweischichtigen Plattenepithels besteht aus niedrigen breiten Schollen mit länglichem Kern, die untere direct die Schleimhaut bedeckende aus mächtigen cubischen Zellen mit grossem runden Kern (cf. Fig. 4). Dies merkwürdige Epithel, welches nur beim Fötus zu finden ist, muss sicher als ein Uebergang angesehen werden von dem, wie es in den Nebenhöhlen des Mittelohrs die Schleimhaut bedeckt, zu demjenigen Epithel, welches beim Erwachsenen die Trommelhöhle auskleidet. Der Uebergang dieses zweischichtigen zu dem einschichtigen Epithel ist verschieden; nach der innern Wand hin auf dem Labyrinth, wo niedrige breite besonders im hintern Theil des Mittelohrs ganz dem Endothel ähnliche Pflasterzellen die Schleimhaut bedecken, wird die untere Zellenlage des zweischichtigen Epithels allmählich niedriger, bis sie der obern vollkommen gleicht, und verliert sich dann, so dass einschichtiges Epithel bleibt. Auf der äussern Wand dagegen, wo schon ein mehr cubisches Epithel mit rundem Kern und abgerundeten Ecken zu sehen ist (cf. Figur 4), verschwindet die obere

niedrigere Zellenlage schon, bevor die untere an Höhe und Breite etwas verloren hat.

Schnitt 19. An der Decke steht eine kurze Reihe von schmalen, hohen, lange Flimmerhaare tragenden Cylinderzellen mit ovalem Kern und zahlreichen Ersatzquellen am Grunde; an der äussern Wand etwas tiefer als an der innern gehen diese wieder zuerst in zweischichtiges Epithel über, dessen unterste Lage zuerst sehr hoch, beinahe cylindrisch ist, dessen oberste niedrige Lage aber noch anfangs deutliche Flimmerhaare trägt. An der innern Wand und dem untern Theil der äussern einschichtiges Epithel, theils platter, theils cubischer Form; am Boden zweischichtiges Epithel.

Schnitt 25. Das Cylinderepithel bedeckt jetzt ausser der Decke auch einen kleinen Theil der äussern Wand. Einschichtiges niedriges Plattenepithel an der ganzen innern Wand.

Schnitt 30. Das Cylinderepithel ist auf der äussern Wand etwas weiter herabgegangen, sonst dieselben Verhältnisse.

Schnitt 41. Das Cylinderepithel bedeckt $^1/_3$ der äussern Wand und die obere Ecke. Das zweischichtige Epithel trägt bei seinem Uebergang in letzteres deutliche Flimmerhaare.

Auf den folgenden Schnitten war die Tube ausgekleidet mit flimmerndem Cylinderepithel als schmaler ovaler Raum zu sehen.

Beim 7monatlichen Fötus waren die Verhältnisse schon andere: hier zeigte die hinter der Mitte des Paukenfells belegene Abtheilung der Höhle überall Plattenepithel ohne Cilien; von hier an nach der Tubenmündung zu war die obere, untere und laterale Wand — mit Ausnahme des Trommelfelles — von cylindrischem einschichtigen Cylinderepithel bedeckt, während die innere Wand erst dicht vor dem Tubeneingang solches erhielt, weiter nach hinten aber, namentlich auf dem Promontorium nur platte Zellformen besass.

Dürfen wir danach annehmen, dass das zweischichtige Epithel des früheren Stadiums sich in das einschichtige flimmernde des späteren umgewandelt hat, so wird uns die Frage entgegentreten: Welchen Grund oder welchen Zweck hat diese Umwandlung des Epithels? Die Bildung der Flimmerhaare dient wohl dazu, die Paukenhöhle rein zu halten, etwaige Verunreinigungen, welche mit der Luft in die Tube eingedrungen waren, sowie abgestossene Epithelzellen etc. nach vorn und aus der Paukenhöhle in die Tube zu schaffen. Weniger leicht erklärlich ist der Nutzen einer Bil-

dung von einschichtigem Epithel aus zweischichtigem. Das Epithel einfach als Schutzdecke betrachtet, würde das zweischichtige diesen Zweck besser erfüllen, als das einschichtige. Vielleicht aber hat letzteres eine Eigenschaft, die ersteres nicht besitzen kann, für die Paukenhöhle beim Erwachsenen aber unumgänglich nothwendig ist, eine Eigenschaft, welche auch nicht jenen niedrigen beim Fötus häufiger vorkommenden Platten zugeschrieben werden darf, sondern nur dem mehr entwickelten cubischen und Cylinderepithel. Wir werden auf diese Fragen im folgenden Theile der Abhandlung näher eingehen.

Drüsen der Paukenhöhle.

Wir kommen nunmehr zu der Frage nach dem Vorkommen von Drüsen in der Paukenhöhle und ihrer Beschaffenheit. Mit Rücksicht auf diesen Punkt begegnen wir in der Literatur auch ausserordentlich verschiedenen Angaben; einzelne Autoren leugnen das Vorkommen drüsiger Gebilde ganz und erklären sie für überflüssig, weil sich in diesem Hohlraum nur eine geringe Menge seröser Flüssigkeit finde; andere führen acinöse, andere tubulöse Drüsen als vorhanden an —, so dass der Henle'sche Ausspruch (Handbuch der Anatomie Bd. II) „Ueber Drüsen der Paukenhöhlenschleimhaut liegen vereinzelte Beobachtungen vor, die indess wenig Uebereinstimmung zeigen", nur zu berechtigt erscheint.

Während nämlich von Luschka[1]), Gruber[2]) u. A. Drüsen vollkommen geleugnet werden, beschreibt v. Tröltsch[3]) an der äusseren Wand, da wo Tube und Paukenhöhle zusammenstossen, eine traubige Drüse von ziemlich bedeutender Grösse, hält sie aber für die einzig vorkommende. Kessel[4]) bestätigt das Vorkommen von Drüsen bei Hund und Katze, schreibt ihnen aber tubulöse Gestalt zu. Wendt[5]) ferner beschreibt und zeichnet aus der menschlichen Paukenhöhle als constant tubulöse Drüsen, die mit Cylinderepithel ausgekleidet sind und durch ihre langen und vielfach gewundenen Schläuche an die Knäueldrüsen der Haut

1) a. a. O. S. 454.
2) a. a. O. S. 108.
3) a. a. O. S. 139.
4) a. a. O. S. 861.
5) a. a. O. S. 252.

erinnern. Krause[1]) schildert ausser der v. Tröltsch'schen Drüse noch zwei Arten: einfache ovale Schläuche von 0,1 mm Länge und längere, schlauchförmige Drüsen, manche mit einzelnen ansitzenden länglichen Acinis. Alle seien von niedrigem Cylinderepithel ausgekleidet.

Um nun zu den Resultaten meiner eigenen Untersuchungen zu kommen, habe ich, da mir die Untersuchung des Mittelohrs bei Ratten, Kaninchen, Meerschweinchen und einigen Vögeln nur negative Resultate betreffs der Drüsen ergeben hat, mich hier auf die menschliche Paukenhöhle zu beschränken und beziehe mich auch hier auf die obige Schnittserie.

Auf Schnitt 1—20 (von dem hinteren Ende der Paukenhöhle ausgehend) fand sich keine Spur von Drüsen; es ist dies die hintere Gegend der Paukenhöhle, wo das Plattenepithel vorherrscht, die Schleimhaut sehr niedrig und das Lumen durch die Gehörknöchelchen verengt ist. Zuerst trat dann ein drüsenähnliches Gebilde auf Schnitt 20 in Erscheinung; ich werde nun dasselbe mit seiner Umgebung Schnitt für Schnitt genau beschreiben und halte dies ausführliche Verfahren desshalb für nöthig, weil ich auf diese Weise allein jedem spätern Untersucher die Möglichkeit in die Hand gebe, aus den Vorarbeiten Nutzen zu ziehen und seine Resultate mit diesen zu vergleichen, wodurch dann vielleicht die Untersuchungen über diese Gebilde schliesslich zu einem definitiven Abschluss geführt werden möchten.

Schnitt 20 (4 Schnitte hinter dem vordern Trommelfellrande). An der untern Wand besonders in der inneren Hälfte reichere Entwickelung von Gefässen verschiedener Grösse; in der Mitte der Wand ragt ein stumpfer Knochenfortsatz hervor. Auch von der innern Wand gehen mehrere Knochenvorsprünge aus, alle mit niedrigem Plattenepithel bedeckt. In den Vertiefungen zwischen diesen Vorsprüngen cubisches Epithel; unterhalb desselben in der Schleimhaut nach innen von dem stumpfen Knochenfortsatz ein runder Epithelhaufen durchschnitten, der von derberem Gewebe begrenzt noch kein Lumen zeigt; bezeichnen wir dies erste Gebilde mit a I.

Schnitt 21. a I ist als Acinus auf dem Schnitt mit seinem Ausführungsgange zu sehen, der senkrecht zur Schleimhautober-

---

1) a. a. O. S. 120.

fläche steht, während der Acinus ebenso wie ein zweiter, der sich nach der entgegengesetzten Seite hin ausstülpt, seitwärts von ihm liegt. Der zweite Acinus also, der ein deutliches Lumen zeigend mit seinem längsten Durchmesser horizontal zur Schleimhautoberfläche liegt, grenzt mit seinem untern schon in der periostealen Schicht der Schleimhaut gelegenen Rande an eine in viele Aeste sich hier auflösende Arterie an, ohne jedoch durch eine dickere Schleimhautschicht von deren Wand getrennt zu sein.

b I. Weiter nach innen, von a I durch einen Knochenvorsprung getrennt, wieder ein breiter Epithelhaufen durchschnitten, der sich auf Schnitt 22 zu einem kleinen ovalen mit seinem längsten Durchmesser senkrecht zur Schleimhautoberfläche stehenden Schlauch abrundet; die Einhüllung sehr schmal und zart. Derselbe ist auf den folgenden Schnitten nicht mehr zu sehen, also ein einschläuchiges drüsiges Gebilde.

a I ist auf diesem Schnitt durch die noch stärker entwickelten venösen und arteriellen Gefässe zum grössten Theil verdeckt, nur der letzte Acinus noch eben zu sehen. Dagegen scheinen sich etwas weiter nach aussen in der Schleimhaut des Knochenvorsprunges und der Wand selbst neue Acini ohne eine besondere zweite Ausführungsöffnung zu bilden.

Schnitt 23. Da die den Vorsprung überkleidende Schleimhaut nicht wie die übrige senkrecht, sondern parallel zur Oberfläche durchschnitten ist, so bekam ich die neuen Acini, welche sich auf die Schleimhaut der Knochenwand und des Vorsprunges vertheilten, auch in einem zu ihrer Axe theils parallelen theils senkrechten Durchschnitt zu sehen.

Dieselben sind auf diesem Schnitt im grössern Durchmesser getroffen, 8 an der Zahl; 3 von diesen liegen am Knochenvorsprung, zeigen ein sehr langes ovales Lumen. Gefässreichthum auch sehr gross. Ein dickes fibröses Netzwerk hält die Acini zusammen.

Schnitt 24. Nur noch 5 Acini zu sehen. Weiter nach der innern Wand wieder eine einschläuchige „Drüse“ schräg in die Schleimhaut eingelagert. (Der Schnitt traf zugleich den vordersten Rand des Trommelfells.)

Ich zweifle nicht daran, dass die bis jetzt beschriebenen drüsigen Gebilde zum Theil die einfachen ovalen Schläuche sind, welche Krause in seiner Anatomie erwähnt hat. Ausser diesen giebt es nach meinem Befunde auch Gebilde von reicherem acinösen Bau.

Das Epithel der Ausführungsgänge ist ebenso wie an der Oberfläche der Schleimhaut, nämlich cubisches Epithel; über das Epithel der Acini cf. infra.

Auf Schnitt 25, 26, 27 sind keine drüsigen Gebilde zu sehen.

Schnitt 28. (Figur I.) Es sind hier in der Schleimhaut, welche das Gewölbe der an der Grenze der untern und innern Wand vorgetriebenen Knochenzelle bedeckt, 5 Acini zu sehen, a II. Dieselben sind bedeutend kleiner wie die sub a I geschilderten, zeigen noch kein deutliches Lumen, liegen in einem breiten derben fibrösen Netzwerk.

Schnitt 29. 2 Acini haben ein deutliches Lumen, welches bei dem einen rund, bei dem andern oval. Zahl der Acini dieselbe.

Schnitt 30. Nur noch ein Acinus getroffen.

Auf Schnitt 31—33 kein drüsiges Gebilde.

Auf 34 angedeutet, auf 35 mit deutlichem Lumen und einem Ausführungsgange 3 ovale Acini b II. Sie liegen in der untern Hälfte der äussern Wand und grenzen direct an ein grösseres Gefäss an.

Schnitt 41. In der Mitte der äussern Wand drei ziemlich tiefe Epitheleinsenkungen und unter ihrem blinden Ende durch fibröse Faserzüge davon getrennt Durchschnitte von 3 ovalen Acini, welche aber erst auf Schnitt 42 ein Lumen haben; ihre Zahl hat sich auf 5 vergrössert; ihr Lumen ist länglich; sie liegen theils in derselben Schicht der Schleimhaut, theils unter einander in einem breiten ebenso wie die oberste Schleimhautschicht gefässführenden Netzwerk von derbem fibrösen Gewebe. Sonst hat die Umgebung keine grösseren oder zahlreicheren Gefässe. Bezeichnen wir diese Gruppe mit a III.

b III. Auf der obern Fläche eines bei a III ansetzenden Knochenvorsprunges in ziemlicher Entfernung von der ersten Gruppe ein Acinus mit deutlichem Ausführungsgange.

d III. Die Knochenvorsprünge der untern und innern Wand haben durch ihre Vereinigung Nischen gebildet, die nach hinten zu offen sind. Sie besitzen am Eingang noch ziemlich hohe Schleimhaut mit cubischem oder Cylinderepithel, erhalten aber bald die niedrige Schleimhaut und das Plättchenepithel der Knochenzellen. In diesen Nischen fand auch Wendt immer Sekret von verschiedener Consistenz. Durch das Epithel und auf den späteren Schnitten durch die Schleimhaut einer derselben, die sich noch

nicht ganz geschlossen hat, ist ein Flachschnitt gelegt (cf. Figur 2 untere Wand), der einen grossen runden, mit Cylinderepithel ausgekleideten Hohlraum (als Ausführungsgang) und drei kleinere von fibrösem Netzwerk umschlossene Epithelhaufen führt.

Schnitt 43 bietet wenig Neues.

Schnitt 44, a III. 7 Acini mit ihrem längsten Durchmesser der Schleimhautoberfläche parallel gelagert.

b III. 2 ovale Acini kleiner wie die von a. Ausführungsgang nicht mehr getroffen.

c III. Zwischen a III und b III ein neuer Drüseneingang mit 2 grossen runden Acini, ebenfalls von dickem fibrösen Netzwerk umgeben, das grosse Spindel- und Sternzellen trägt. Dies Netzwerk gleicht vollkommen dem Gewebe, welches die oberste Lage der Schleimhaut bildet und dem das Epithel der Oberfläche direct aufsitzt; auch bei einigen Acini hatte sich ebenso wie an der Oberfläche der Schleimhaut das Epithel abgelöst. Das Epithel in den Acinis und an der Oberfläche ist ein flimmerndes Cylinderepithel (cf. Figur 5 von Schnitt 44). Auch auf diesem Schnitt zeigt sich kein grosser Reichthum von Gefässen.

Wir haben jetzt auf eine kleine Strecke vertheilt 9 Acini nur durch das aus dickeren fibrösen Faserzügen bestehende Gewebe von dem Epithel der Oberfläche getrennt in derselben Höhe der Schleimhaut neben einander liegend, ausserdem 2 Acini, die tiefer in die Schleimhaut hinein sich stülpen. Für diese 11 Acini sind 5 Ausführungsgänge; wir haben es also mit sehr einfachen Gebilden zu thun.

d III. Dies vom Schnitt 42 zuletzt erwähnte Gebilde zeigt eine grosse Veränderung. Da der Schnitt etwas dicker geworden, so kann man bei verschiedener Einstellung sehen, dass rund herum um den grossen mit Cylinderepithel ausgekleideten Hohlraum, welcher sich in zwei theilt, 9 kleinere und grössere Acini mit deutlichem runden Lumen liegen. An diesem Schnitt war also ein drüsiges Gebilde mit einem Ausführungsgange und von reicherem acinösen Bau zu constatiren. Zu erwähnen ist noch, dass das umhüllende Netzwerk bedeutend zarter ist, wie bei den übrigen „Drüsen", welcher Umstand aber wohl von der Lage dieses Gebildes in der Schleimhaut der Nische herrührt.

45. d III. Nur noch einige Acini zu erkennen. Die Gruppe a III, b III, c III hat die Zahl der Acini noch um 2 vermehrt; da

die einzelnen Einstülpungen einander näher gerückt sind, so ist nicht deutlich zu erkennen, zu welcher die neuen Acini gehören. Es sind also jetzt 13 Acini mit den noch theilweise erkennbaren 5 Ausführungsgängen; von einem derselben theilen sich, nachdem er kaum unter die oberste Schleimhautschicht gelangt ist, 4 ovale Acini ab, zwei nach der Seite und zwei mehr senkrecht in die Tiefe, so dass sie mit ihrem längsten Durchmesser der Schleimhaut theils schräge theils senkrecht eingelagert sind. Die Acini haben grösstentheils kein deutliches Lumen mehr, wir sehen nur noch Durchschnitte durch die Wand.

Diejenigen, welche wir auf Schnitt 46 sehen, sind desshalb allermeist neue, zeigen auch eine ganz andere Anordnung wie die bisher erwähnten. Es diene hier folgendes zur Orientirung der Lage: Die untere Wand erhebt sich von Schnitt 48 an plötzlich sehr steil und bildet so die vordere Wand der Paukenhöhle, in deren oberem Theile die Oeffnung der Tube gelegen ist. Der Ausfluss von Sekret aus der Höhle ist dadurch sehr erschwert und kann, zumal sich am Eingange der Tube in die Paukenhöhle an der untern Wand noch ein Wulst erhebt, wohl nur mit Hülfe des Flimmerepithels zu Stande kommen. In dieser vordern Gegend der Höhle hat sich nun die Schleimhaut am Boden und der äusseren Wand zu einem so dicken, durch Knochenfortsätze gestützten lockern Polster entwickelt, wie an keiner andern Stelle. Zahlreiche Gefässe durchziehen dasselbe und an der Oberfläche sitzt ein hohes flimmerndes Cylinderepithel. Auf Schnitt 46, der 22 Schnitte vom vordern Trommelfellrande entfernt ist, sieht man gerade in der Ecke, welche äussere und untere Wand bilden, 17 Acini in theils rundem, theils ovalem Durchschnitt und zwar nicht in derselben Höhe der Schleimhaut liegend, sondern in Traubenform tief in dieselbe hineingehend. Es existirt nur ein gemeinsamer Ausführungsgang, der aber erst 47 und 48 sichtbar wird, während auf diesem Schnitt nur das Epithel der Wand getroffen ist. Dafür kann man hier desto besser die Theilung des Ausführungsganges in drei Drüsengänge sehen, an welchen dann die Acini sitzen. Das die „Drüse" umgebende und die Acini von einander theilende fibröse Netzwerk ist sehr breit und derb, lässt aber in den dem Auskleidungsepithel zunächst liegenden Schichten eine Auflockerung erkennen, welche es durchsichtiger macht. An den Kreuzpunkten des Gerüstes liegen Gefässe. Es ist dies offenbar die „Drüse",

welche v. Tröltsch zuerst ihrer Lage und Gestalt nach genau beschrieben hat.

Zwischen dieser grösseren v. Tröltsch'schen „Drüse“ und den Krause'schen einfachen ovalen Schläuchen giebt es nach meinem Befunde also alle möglichen Zwischenstufen, „Drüsen“ mit 2, 4 und mehr Acinis, welche in ihrer schon kleinen Anzahl nicht auf alle Wände gleichmässig vertheilt sind, sondern sich auf den Boden und untern Theil der äussern Wand beschränken. Um nun auf die bis jetzt nur flüchtig berührte Frage nach dem Auskleidungsepithel dieser „Drüsen“ näher einzugehen, so ist nachträglich zu erwähnen, dass alle bis Schnitt 42 beschriebenen, welche im Gebiet des Plattenepithels liegen, eben dasselbe Epithel an der Innenfläche ihrer Acini tragen, während alle folgenden in der mit flimmerndem Cylinderepithel bedeckten Schleimhaut liegenden Gebilde auch mit flimmerndem Cylinderepithel ausgekleidet sind; selbst an einem der tiefliegenden Acini der v. Tröltsch'schen Drüse habe ich dasselbe bei Immersion deutlich sehen können. Auch bei näherer Vergleichung des Epithels der Einstülpungen mit dem der Oberfläche fällt uns keine Verschiedenheit auf; das Epithel des in Figur 5 (von Schnitt 44) gezeichneten Gebildes ist allerdings niedriger, breiter und körniger als das in Figur 3 gezeichnete flimmernde Cylinderepithel; solche Abweichungen im Bau kommen aber auch an der Oberfläche vor, beim Cylinderepithel weniger an ein und demselben Schnitt, als an verschiedenen, die weiter von einander entfernten Gegenden des Mittelohrs entnommen sind. Von den übrigen Autoren wird das Auskleidungsepithel als cylindrisch bezeichnet, Krause spricht von niedrigen Cylinderzellen (doch vgl. Anmerkung). Doch habe ich die Richtigkeit der obigen Angabe an fast allen drüsigen Gebilden deutlich nachweisen können.

Ich habe in meiner bisherigen Schilderung den Ausdruck Drüse in Anführungszeichen gesetzt um anzudeuten, dass ich diese für die genannten Gebilde bisher benützte Bezeichnung nicht anwendete, weil ich von ihrer drüsigen Natur überzeugt sei, sondern nur um die bisherige Benennung beizubehalten. Es sind mir nämlich Zweifel und, wie ich glaube gerechte, an ihrer Bedeutung als Drüsen aufgestiegen. Welcher Art dieselben sind, möchte ich darlegen, nachdem ich mich vorher über die Frage, was denn über-

haupt unter einer Drüse zu verstehen sei, des Näheren ausgesprochen haben werde [1]).

Als Drüse bezeichnen wir eine Einsenkung des Epithels, welche entweder nur bis in die Cutis resp. Schleimhaut oder auch noch tiefer geht, deren Endigung sehr verschieden — tubulös, acinös — sein kann, die aber in der Nähe der betreffenden Oberfläche, von der sie ausging, einen runden Querschnitt hat. Das Epithel in einer Drüse ist von dem der betreffenden Oberfläche entweder überall oder an einzelnen Stellen, meist in der Nähe der Enden verschieden — daher der Name Drüsenepithel —, in den verschiedenen Drüsen wieder sehr verschieden je nach der Beschaffenheit ihres Secretes. Es können demnach Gebilde von ganz derselben Gesammtform je nach der Beschaffenheit der Zellen in einem Falle Drüsen sein, im andern Falle nicht. Wir werden die Magendrüsen „Drüsen" nennen müssen wegen ihrer von dem Epithel der Magenschleimhaut total verschiedenen Zellenauskleidung; wir werden dagegen den sog. Lieberkühn'schen Drüsen des Dünn- und Dickdarms denselben Titel nicht geben können, da ihr Epithel dem des Darmes vollkommen gleich ist — es ist hier desshalb auch die Bezeichnung „Lieberkühn'sche Crypten" entschieden vorzuziehen. Aus demselben Grunde dürfen streng genommen auch die schlauchförmigen Uterindrüsen nicht Drüsen heissen, da sie kein specifisches Epithel

1) Ich möchte an dieser Stelle eines Widerspruches erwähnen, den Krause sich betreffs des Epithels an der Schleimhaut und in seinen einfachen ovalen Schläuchen zu Schulden kommen lässt. In seiner allgemeinen Anatomie sagt er p. 120, die Schleimhaut der Trommelhöhle sei mit Ausnahme der des Trommelfells und der Gehörknöchelchen mit Cylinderepithel bedeckt, führt dann weiter unten an, dass sämmtliche Drüsen mit niedrigem Cylinderepithel ausgekleidet seien, giebt eine Abbildung von einer ovalen Schleimdrüse, aber mit, wie er selbst darunter schreibt, Plattenepithel ausgekleidet. Dazu behauptet er noch p. 32, die Drüsen der Paukenhöhle blieben auf der ursprünglichen Stufe einer eingestülpten Zellenmasse stehen. Ist die Paukenhöhle wirklich nur mit Cylinderepithel ausgekleidet, so können auch die Einstülpungen nur Cylinderepithel enthalten. Der Widerspruch beruht wohl auf der nach der Höhe des cubischen Epithels allein schwierig zu treffenden Wahl, ob man dasselbe zum Cylinderepithel oder Plattenepithel rechnen will. Warum ich es zum letzteren rechnen muss, darüber vergleiche man die Schilderung der Grenzen, insbesondere auch beim Fötus.

enthalten, auch kein specifisches Secret liefern, sondern nur als Epithelvorräthe zur jedesmaligen Neubekleidung der Uterusinnenfläche dienen.

Sehen wir uns nun die hier gefundenen Gebilde an, so wird uns der Mangel eines von dem der Oberfläche verschiedenen Epithels verbieten, sie Drüsen zu nennen: in den Regionen des cubischen Epithels enthielten sie ja cubische, in der Region des Flimmerepithels flimmernde Cylinderzellen; ich schlage desshalb vor von Crypten der Paukenhöhle, nicht von Drüsen derselben mehr zu reden.

Man könnte einwenden, es existire doch in der Höhle des Mittelohres schleimiges Secret, und müssten desshalb auch Secretionsorgane für dasselbe da sein; — als solches möchte ich aber die ganze Schleimhaut betrachtet wissen und halte für einen vollgültigen Beweis dieser Behauptung das namentlich von Wendt betonte Factum, dass sich nicht etwa nur auf dem Boden, sondern auch an andern Stellen, namentlich auf dem Promontorium Secret befindet; — an der ganzen medialen Wand befinden sich keine Crypten — wie sollte es also dorthin auf andere Weise kommen als dadurch, dass es an Ort und Stelle ausgeschieden wird. Ebenso wäre das Vorhandensein einer Schleimlage im hintern Theil der Trommelhöhle nicht wohl erklärlich, wenn wir annähmen, nur die Crypten bereiteten das Secret; es liegt kein Mechanismus vor, durch den es von dem vordern cryptenhaltigen in den hintern Theil kommen sollte.

Auch der Umstand, dass Krause sowohl wie Wendt in ihren „Drüsen“ Schleimpfröpfe gefunden haben, kann mich nicht bestimmen diesen Bildungen das Monopol der Schleimproduction zu belassen — auch auf der Schleimhautoberfläche kommen hier und da Schleimmassen zur Beobachtung, und es haben also die Crypten auch diesen Vorzug nicht allein.

Mit der Annahme aber, dass das Secret sowohl von den Crypten wie von dem Epithel der Oberfläche geliefert wird, lassen sich auch verschiedene sehr auffällige Thatsachen, deren wir bei Besprechung des Epithels p. 246 Erwähnung thaten, vielleicht erklären. Erstens wäre es uns dann verständlich, warum das geschichtete Epithel in einschichtiges übergeht; denn wie alle Drüsen, deren Zellenleiber nicht wie bei den Talgdrüsen zu Secret verbraucht werden, ein einschichtiges Epithel haben und wir dess-

halb annehmen müssen, dass dies sich für die Herstellung der betreffenden Secrete besonders gut eignet, so wird auch hier ein einschichtiges Epithel der Absonderung besser vorstehen können als das embryonale zweischichtige. Ferner erklärt es sich dann leicht, dass nicht überall das glatte endothelähnliche Epithel da ist, wie es die mediale Trommelfellfläche überzieht, sondern sich an den Stellen der Schleimhaut, welche genügenden Gefässreichthum besitzen, cubische, der Cylinderform sich nähernde Elemente auftreten; diese mit ihrem saftigen Körper eignen sich zur Secretbildung sicher besser als jene platten Zellen.

Als nicht so complicirte wie die meisten der Schleimcrypten, aber doch auch zur Vergrösserung der secretorischen Fläche dienende Bildungen erwähne ich im folgenden Epitheleinstülpungen oder Gruben, die eine wesentlich andere Form als die ersteren zeigend an einigen Stellen der Paukenhöhle in grösseren Mengen vorkommen. Wir wollen auch hier einige Schnitte beschreiben, um uns über ihre Lage und Gestalt zu orientiren.

Schnitt 3. Drei flache Einstülpungen des Epithels kaum unter die oberflächliche Schleimhautlage hindurchgehend unter dem untern Rande des Trommelfells, mit je einem runden sehr breiten Eingange.

Schnitt 18. An der äussern untern Ecke eine ebensolche.

Schnitt 28. An der obern Wand eine schmale tiefe Einstülpung auf 2 Schnitten in derselben Form erscheinend und ihr Lumen nach dem blinden Ende hin erweiternd.

Schnitt 29. Eine zweite solche Einstülpung mit engem Eingang und breiterem blinden Ende; die erste lag senkrecht in die Schleimhaut eingelagert, diese ist hakenförmig nach der medialen Wand hin gebogen; auch sie liegt an der oberen Wand und erscheint auf vielen Schnitten immer in derselben Ansicht: man hat sie sich demnach wie rinnenförmige schmale Vertiefungen zu denken, sie haben nicht die fertige abgeschlossene Schlauch- oder Traubenform der Schleimcrypten. Ihr Epithel ist das gleiche wie an der Oberfläche.

Schnitt 33, 34 und 35. Ausser diesen rinnenförmigen giebt es auch mehr abgerundete Epitheleinsenkungen, die gewöhnlich zu mehreren bei einander liegend (wie auf Schnitt 3) ausserordentlich flach sind und sich hier an den Wänden der Nischen zeigen. So liegen auf diesen Schnitten, die flach durch das

Epithel einer solchen Nische gehen, 7 solcher Vertiefungen in Gestalt runder oder ovaler breiter, von Epithel umgrenzter Hohlräume, die auf den nächsten durch die oberste Schleimhautschicht gehenden Schnitten nicht mehr getroffen sind.

Schnitt 41—48. An der Decke 7—12 Gruben mit schmalem oder breitem Eingange, die theils flach nur wenig unter die obere Schleimhaut hinuntergehen, theils tiefer die periostale Schicht der Schleimhaut erreichen; sie zeigen auf allen Schnitten dieselbe Grösse und Gestalt, sind also auch rinnenförmig. Die mit engem Eingang erweitern sich nachher und haben am Boden oft einen in diese Erweiterung vorragenden Kamm. Wenn eine solche Epitheleinsenkung nicht senkrecht sondern schräge durchschnitten ist, so erhält man besonders von ihren beiden äussern Enden Durchschnitte wie von einem Acinus und erst die folgenden Schnitte beseitigen den Irrthum.

Die meisten von all diesen beschriebenen Bildungen liegen also an der Decke und zwar im äussern Theil derselben, wo das flimmernde Cylinderepithel die Oberfläche bedeckt. Da wo das niedrige Plattenepithel auftritt, am Trommelfell, den Gehörknöchelchen, Knochenfortsätzen und den meisten Theilen des Promontoriums, kurz überall da, wo die Schleimhaut nur niedrig geschichtet ist, zeigen sie sich nie. Das Epithel ist ganz dasselbe, wie an der Oberfläche, also in den meisten flimmerndes Cylinderepithel; wo sie in höherer Schleimhaut liegen, ist oft ein grosser Reichthum von Gefässen; beim Menschen habe ich nie beobachtet, dass das Epithel dieser rinnenförmigen Vertiefungen oder auch der Oberfläche so fast unmittelbar der Wand eines Gefässes aufsass, wie ich das ein Mal von dem Epithel der Acinus einer wirklichen Schleimcrypte beim Menschen und mehrere Male von dem Epithel der Oberfläche bei Thieren habe sehen können.

Finden sich nun endlich diese Schleimcrypten und rinnenförmigen Einstülpungen auch beim Fötus? Davon habe ich keine Spur finden können, sie scheinen sich also erst später, vielleicht mit dem Kleinerwerden des Polsters zu bilden.

Eine andere Frage ist es, ob denn die Schleimhaut noch kein Secret beim Fötus absondert, wie es doch schon bei den andern Schleimhäuten desselben geschieht. Diese Frage möchte ich auf Grund meiner Untersuchung fötaler Paukenhöhlen bejahen, indem sich an den Schnitten eine Inhaltmasse dieses Raumes nachweisen

liess, wie auch ein Schrumpfungszustand des Schleimpolsters bereits erkennbar war. Die Inhaltsmasse des spaltförmigen Hohlraumes bestand aus amorpher Substanz mit grossen Mengen heller viereckiger und kleiner runder Zellen, welche ich für die abgefallenen oberen Elemente des oben erwähnten zweischichtigen Epithels halte. Für eine Schrumpfungserscheinung an den Wänden aber möchte ich eine theils seichte, theils etwas tiefere Kräuselung an der ganzen Oberfläche der Labyrinthwand halten, welche auf den Schnitten in Form Vförmiger Einziehungen erscheint, unterhalb deren das Schleimgewebe des Polsters dunklere und dichter aneinanderliegende Faserzüge aufweist. Danach käme ich denn also theilweise zur Ansicht des alten Anatomen Fabricius ab Aquapendente zurück, dass wirklich freier Schleim in der Paukenhöhle sei, ohne dabei auch nur im geringsten den Werth der v. Tröltsch'schen Entdeckung herabzumindern; dieser Werth liegt auch gewiss nicht in der Lösung der Frage, ob ein Lumen vorhanden sei oder nicht, sondern in der für das Verständniss der allmählich sich entwickelnden Paukenhöhlenform und der Ohrenkrankheiten bei Kindern so überaus wichtigen Beobachtung, dass die Schleimhaut der Labyrinthwand zu einem hohen gallertartigen Polster gewuchert ist.

Drüsige Anhänge des Sacculus.

Als ich Schnitte durch das Gehörorgan eines viermonatlichen Foetus durchsah, um einmal das Epithel der Paukenhöhle und dann die Schleimhaut derselben auf Drüsen zu untersuchen, wurde meine Aufmerksamkeit durch die complicirten Verhältnisse des Utriculus und Sacculus zu einander und zum Aquaeductus vestibuli membranaceus sive Ductus endolymphaticus gefesselt und ich bemerkte in der Wand eines dieser nicht sogleich zu bestimmenden Hohlräume die schon in der Einleitung erwähnten drüsenähnlichen Gebilde (cf. Figur 6 c und 6 d). An der Gestalt und Lage dieses Hohlraumes liess sich zuerst nur entnehmen, dass es der Utriculus oder Sacculus sein musste; in der Nähe der Macula acustica, welche mit ihrem hohen Nervenepithel sehr schön zu erkennen war, liegen nun diese Gebilde und zwar, worauf ich besondern Werth legen möchte, dort wo die häutige Hülle an die Labyrinthwand befestigt ist.

Die Schnittserie durch das erste der beiden Schläfenbeine hatte eine Reihe sehr guter Präparate geliefert, es liessen sich aber nicht so gut wie an dem zweiten, welches in eine vollständig fehlerfreie Schnittserie zerlegt wurde, die Verhältnisse der einzelnen Theile des häutigen Labyrinths zu einander daraus ersehen. Dies war aber zu einer genauern Bestimmung der Lage jener Gebilde durchaus nöthig, und es bot sich denn auch an der letzten Schnittserie in ausserordentlich schöner Weise die ja nicht eben häufige Gelegenheit das häutige Labyrinth bis in's feinste Detail hinein zu studiren. Herr Professor Dr. v. Brunn ist meiner Bitte, diese Verhältnisse zu erläutern, in folgenden Zeilen sehr bereitwillig nachgekommen.

„Es traten in der letztgenannten Serie zuerst die häutigen halbzirkelförmigen Canäle auf, deren Epithel vollkommen erhalten war, deren Verbindung mit der Innenwand der knöcheren, hier noch knorpeligen, Canäle ebenfalls gut zu erkennen waren; sodann traten Durchschnitte des Utriculus und der Ampullen auf, in denen das Nervenepithel auch sich tadellos conservirt zeigte. Weiter der Spitze der Pyramide zu liess sich dann zuerst unterhalb, später mehr nach vorn zu der Durchschnitt des Sacculus erkennen zugleich mit dem Querschnitt der unter ihm befindlichen ersten Schneckenwindung und dem Schrägschnitt des Ductus endolymphaticus; nachher wurde die Verbindung des Schneckencanals mit dem Sacculus durch den Canalis reuniens, sowie auch der Zusammenhang des Sacculus mit dem Ductus endolymphaticus klar und endlich verschwanden der Utriculus und Sacculus gleichzeitig; der letzte Schnitt, welcher noch die Flächendurchschnitte beider zeigte, war No. 74 — cf. Figur 6 b."

„In den letzten Schnitten nun finden sich einige Bildungen von der Beschaffenheit kleiner tubulöser Drüsen, und zwar zwei in No. 70 — Figur 6 a, drei im letzten Schnitt No. 74 — Figur 6 b. Es sind Hohlräume, deren Schlauchform am klarsten aus Querschnitten zu ersehen ist, wie sie in Figur 6 c und 6 d abgebildet sind; sie sind mit einfachem regelmässigen Cylinderepithel ausgekleidet, dessen Zellen etwas höher sind als die des gewöhnlichen Sacculus-Epithels. Die Schläuche erscheinen als kurze Ausstülpungen der nach hinten und oben schauenden Wand des Sacculus und befinden sich in der Nähe der Macula acustica."

„Diese Bildungen wurden auch in dem zweiten Schläfenbein

desselben Embryo in derselben Beschaffenheit gefunden — die Figuren 6 c und 6 d stammen von diesem her."

„Die Untersuchung der beiden Schläfenbeine eines 7monatlichen Embryo hat diese drüsenähnlichen Gebilde des Sacculus nicht auffinden lassen, sodass sie nicht zu den normalen Vorkommnissen zu gehören scheinen. Weitere Untersuchungen an grösserem Material werden vielleicht darüber mit der Zeit Klarheit geben."

Zum Verständniss der Figuren habe ich nur noch hinzuzufügen, dass in Figur 6 c der ovale abgeschlossene Hohlraum unterhalb sowie ein zweiter hier nicht gezeichneter oberhalb der tiefen zu der Axe ihres Lumens senkrecht getroffenen Einstülpung schräg durchschnitten sind, so dass ihr Ausführungsgang erst auf dem nächsten Schnitt erscheint; ebenso bei Figur 6 d.

Was für eine Bedeutung mögen diese Gebilde nun haben?

Es lag mir nahe, in der Literatur sowohl wie in den Präparaten nachzuforschen, ob Gebilde ähnlicher Art noch sonst am häutigen Labyrinth vorkommen. In ersterer Hinsicht finden sich Angaben von Böttcher[1]), C. Hasse[2]) und Krause[3]). Ersterer führt an, dass von dem häutigen Aquaeductus vestibuli in dessen der Schädelöffnung benachbartem Theile zahlreiche epitheliale Canäle sich ausstülpen, welche die epitheliale Oberfläche vergrössern sollen, sodass hier eine lebhafte Absonderung von Endolympha stattfinden könne, welche dann durch die Verbindungscanäle den Vorhofssäckchen zufliesse. Die beiden andern genannten Autoren bestätigen diese Angaben. Auch ich habe in meinen Präparaten, namentlich beim 7monatlichen Fötus, diese Ausstülpungen in grosser Zahl besonders am Recessus endolymphaticus gefunden.

Ich glaube, dass wir die Frage, ob man die im Sacculus gefundenen Gebilde denen im Ductus und Recessus endolymphaticus an die Seite stellen kann, bejahen müssen und zwar aus folgenden Gründen: 1) weil diese Gebilde der Form nach ganz zu den Ausstülpungen jener Hohlräume passen und 2) weil sie auch an der festgewachsenen Seite des Sacculus stehen, also zu der knöchernen resp. hier knorpeligen Kapsel des Labyrinthes in derselben Be-

1) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1869, p. 375, sowie in Unters. üb. d. Bau u. die Entwickelung d. Gehörlabyrinthes. Dresden 1870.

2) Anatom. Studien Bd. I. 1873.

3) a. a. O.

ziehung sich befinden wie die öfter genannten Ausstülpungen des Ductus endolymphaticus, welcher sich von den übrigen Theilen des häutigen Labyrinthes dadurch unterscheidet, dass sich in seiner Umgebung kein accessorischer Raum für Perilymphe entwickelt, sondern dass sein epitheliales Rohr allseitig mit seiner Umgebung verwächst. Dass aber diese Ausstülpungen sich gewissermassen vom letzteren auf den Sacculus fortpflanzen, hat nicht viel Auffallendes, da wir wissen, dass Sacculus und Utriculus nebst den beiden Canälen, durch welche sich diese mit dem Aquaeductus in Verbindung setzen, in ihrer ersten Anlage vollkommen mit der des Aquaeductus zusammenhangen. Indessen wird Böttcher's Annahme, dass die im Aquaeductus gebildete Endolymphe durch die Verbindungscanäle den Vorhofssäckchen zufliesse für den Sacculus, wenn er diese drüsenähnlichen Anhänge besitzt, überflüssig: denn was von den Ausstülpungen des Aquaeductus angenommen wird, dass sie nämlich Secretionsorgane der Endolymphe sind, das können wir mit eben demselben Rechte von diesen Gebilden des Sacculus behaupten.

Zum Schluss erlaube ich mir Herrn Professor Dr. v. Brunn meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für die Ausführung der Zeichnungen sowohl als für die viele Unterstützung und Belehrung, welche ich bei der Arbeit von seiner Seite gefunden habe.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XII.

Fig. 1. Durchschnitt durch die Paukenhöhle eben vor dem vorderen Rande des Trommelfells.
Rechts äussere, links innere Wand mit den Durchschnitten der Schneckenwindungen. In der Paukenhöhle links unten eine Knochenzelle, die auf den vorhergehenden hinteren Schnitten durch die Vereinigung von Knochenfortsätzen gebildet ist. Auf der nach der Paukenhöhle zugekehrten Fläche der oberen Wand dieser Zelle bei x eine Crypte. Rechts oben rinnenförmige Epitheleinstülpungen.
Die dunklere Partie der Wand bedeutet die Ausdehnung des Cylinderepithels.

Fig. 2. Durchschnitt durch die vorderste Gegend der Trommelhöhle. An der äusseren Wand sehr hohe Schleimhaut gestützt durch Knochenfortsätze. Bei xx Crypten, bei * rinnenförmige Einstülpungen.

sss Schleimhaut der Paukenhöhle.
kkk deren knöcherne Wand.
zz Knochenzellen mit Schleimhaut ausgekleidet.
zi eine solche, völlig mit Schleimgewebe erfüllt.

Fig. 3 vom selben Schnitt wie Fig. 1.
3 a flimmerndes Cylinderepithel an der Decke.
3 b cubisches Epithel von der Labyrinthwand, zum Theil noch flimmernd.

Fig. 4. Aus der Paukenhöhle eines 4monatl. menschlichen Embryo. a. von Schnitt 67, vorderer Theil der Paukenhöhle. Epithel an der Decke. b. von Schnitt 58, Epithel am Boden (gezeichnet bei Immersion). c. von Schnitt 59, Epithel an der obern Fläche des Hammergriffe (gezeichnet bei Immersion).

Fig. 5. Von Schnitt 44 der Serie, welche durch das Schläfenbein einer 30-jährigen Frau gelegt ist. Schleimcrypte ausgekleidet mit flimmerndem Cylinderepithel. Der Hohlraum links oben ist ein ebensolcher Acinus, aus dem das Auskleidungsepithel herausgefallen ist.

Fig. 6. a und b = Schnitt 70 und 74 durch die Schläfenbeinpyramide eines 4monatlichen menschlichen Embryo. b enthält den letzten der Spitze der Pyramide nächsten Schnitt durch Utriculus und Sacculus. Vergrösserung 6.
Die Buchstaben o, v, u, h bedeuten die obere, vordere, untere und hintere Kante der Pyramide, resp. die Stellen, wo später diese Kanten deutlich werden.
a Ampulle des hinteren verticalen Bogenganges.
cc canalis cochlearis.
ct spaltförmiges Lumen des cavum tympani.
ct * das den grössten Theil desselben ausfüllende Schleimgewebe.
de ductus endolymphaticus.
mt s membrana tympani secundaria.
Pai Porus acusticus internus.
s sacculus.
ut utriculus.
xx die drüsenähnlichen Anhänge des Sacculus.

Fig. 6 c giebt die drüsenähnlichen Gebilde des Sacculus aus dem andern Schläfenbeine im Längs- und Schrägschnitt.

Fig. 6 d ein solches im Querschnitt. (Links ist die knorpelige Labyrinthwand, rechts das Lumen des Sacculus gelegen.)

Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie.

II. Mittheilung.

Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra.

Von

M. Nussbaum.

(Hierzu Tafel XIII—XX.)

Eine systematische Bearbeitung der Aufgabe, die Grenzen der Theilbarkeit der in den mannigfachen Formen lebender Wesen aufgespeicherten Materie experimentell festzustellen, würde gleichzeitig mit dem in der ersten dieser Mittheilungen abgehandelten Stoffe die einzelligen Pflanzen und nach diesen die mehrzelligen Organismen des Pflanzenreichs zu berücksichtigen haben. Doch liegen von Seiten der Botaniker so zahlreiche und gute Beobachtungen vor, dass die ausführlichere Beschreibung meiner eignen Versuche auf diesem Gebiete nur eine Wiederholung oft bestätigter Thatsachen sein würde. Ich beschränke mich deshalb auf das Wenige, was ich darüber in einer Sitzung der Niederrheinischen Gesellschaft zu Bonn bereits mitgetheilt habe[1]) und verweise mit Bezug auf die theoretische Verwerthung der bisher bekannten Thatsachen auf meine früheren Abhandlungen.

Nächst den Pflanzen würden die Spongien einer Prüfung zu unterziehen sein. Bis jetzt bot sich mir jedoch keine günstige Gelegenheit geeignetes Untersuchungsmaterial zu gewinnen, weshalb ich mir gestatte in dieser Mittheilung die Beobachtungen an den Polypen des süssen Wassers zu geben.

Was in Folgendem abgehandelt sein wird, ist seit Trembley's Zeiten schon oft Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen.

---

1) Sitzungsberichte der Niederrhein. Ges. zu Bonn. 1885, p. 382.

Die Art der Darstellung wird sich demzufolge nicht unwesentlich unterscheiden von der Beschreibung des in der ersten dieser Mittheilung verarbeiteten Materials. Dort eine neue Art des Experiments an einer seltenen Species; hier die Wiederholung oft geübter Versuche an allgemein bekannten Thieren.

Noch in der allerletzten Zeit hat Jickeli eine treffliche anatomische Beschreibung der Süsswasserpolypen geliefert, auf die ich wohl bezüglich des Baues meiner Versuchsthiere mich beziehen könnte. Da aber die Verbindung des Experiments mit der histologischen Analyse, wie ich glaube, neue Gesichtspunkte zu Tage fördert, die bei der blos an die gegebene Form anknüpfenden Beschreibung verdeckt bleiben oder naturgemäss in den Hintergrund treten, so wird es nicht zu umgehen sein, den Bau, die Lebenserscheinungen, die Erfolge der künstlichen Theilung und Umstülpung so zu beschreiben, wie ich es im Laufe meiner eignen Untersuchung gefunden habe. In einem historischen Theile werden die Förderungen unserer Kenntnisse seitens meiner zahlreichen Vorgänger gewürdigt werden.

I.

Beschreibung des Genus Hydra.

In der Artbestimmung der Hydren des süssen Wassers herrscht grosse Verschiedenheit und Unsicherheit bei den Autoren. Viele suchen neue Namen; andere reden nur von Polypen, so dass der Nachuntersuchung bei derartig ungenauer Bezeichnung die unerlässlichsten Bedingungen zur Controle fehlen. Oft genug befehden sich jahrelang die Parteien, bis schliesslich eine eingehendere Beschreibung der von den einzelnen Autoren untersuchten Thiere die Richtigkeit der scheinbar widerstreitenden Beobachtungsthatsachen darthut.

Wir werden demgemäss zuerst die bekannten Arten aufzuführen und die synonymen Bezeichnungen derselben zu ordnen haben. Von dem grössten Interesse ist ein Vergleich der Trembley'schen und Roesel'schen Artunterscheidung.

Trembley kennt drei Arten von Polypen des süssen Wassers, die er mit dem Namen der grünen, der zweiten und dritten Art belegt.

Roesel beschreibt vier Arten von Polypen. Bei allen Arten

wurde die ungeschlechtliche Vermehrung beobachtet und besonders gezeigt, dass jede Art „allezeit ihres Gleichen“ zeuge und schon an der Farbe unterschieden werden könne. So führt Roesel auf: 1) den etwas blassen strohgelben Polypen der süssen Wasser mit kurzen hörnerförmigen Armen, 2) den oraniengelben Polypen mit langen hörnerförmigen Armen, 3) den braunen Polypen mit hörnerförmigen Armen, welche selbiger unter allen Sorten am längsten ausstrecket, 4) den mit vielen Armen versehenen, schönen grünen Polypen. Von der dritten Art sagt Roesel (p. 475), sie treibe die meisten Knospen und zwar so, dass an den noch nicht abgelösten schon wieder neue Knospen wüchsen.

Man hat späterhin die vierte Roesel'sche Art und die erste von Trembley als Hydra viridis, die zweite Art Trembley's und den oraniengelben Polypen mit langen hörnerförmigen Armen, wie ihn Roesel beschreibt, mit Hydra grisea bezeichnet. Von diesem Polypen sagt Roesel (p. 474) er sei bald oraniengelb, bald rosenroth und wenn er lang gefastet habe auch ganz blass. Die Formbeschreibung gibt Roesel mit folgenden Worten: „Gleichwie aber die vorhergehende strohgelbe Art[1]) gegen hinten zu dicker als vorwärts ist, es mag sich selbige gleich zusammen ziehen oder ausdehnen: so zeiget sich hingegen der hinterste dritte Theil, an gegenwärtiger, ganz dünne; am Ende aber wird solcher etwas kolbenförmig, und mit diesem Kolben pfleget sich der Polyp, gleich einem Blutegel, feste zu setzen; hernach wächst der Leib um die Mitte immer an Dicke, und darauf wird er gegen den Kopf zu wieder dünner.“

Der braune Polyp Roesel's und die dritte Art Trembley's sind Hydra fusca.

Nach der Schilderung beider Autoren, die nur in der Form des zur Charakterisirung gewählten Ausdrucks, bei dem Einen mehr, bei dem Anderen weniger prägnant, sich unterscheiden, zeichnet sich Hydra fusca nicht allein durch die braune Farbe, sondern durch die enorme Länge der Tentakel aus, die „bis auf mehr als 8 Zoll“ ausgestreckt werden können und an ihrem spinnengewebeartig verdünnten Ende sich kolbig verdicken. Mehr als das letzte Drittel des unteren Leibesendes ist auffallend dünn und

1) Mir selbst und wie es scheint im Allgemeinen wenig bekannt, aber von Roesel ganz genau charakterisirt.

so gleichmässig, dass sowohl Roesel als Trembley den Vergleich mit einem Schwänzchen anführen.

Die neuere Literatur über Hydra glaubt sich mit den alten Artbestimmungen nicht begnügen zu können: man hat nach anderen Unterschieden gesucht und sie in der Art der Tentakelbildung an den Knospen und in der Grösse der Nesselkapseln gefunden.

Mereschkowsky[1]) beschreibt aus den Teichen in der Umgebung von St. Petersburg 2 Hydroidpolypen: Hydra vulgaris und Hydra oligactis, die sich durch die Körperform unterscheiden sollen, deren Tentakel in den Knospen jedoch nach demselben Gesetz entstehen: zuerst zwei gleichzeitig, dann der Reihe nach die übrigen.

Hydra oligactis ist nach Beschreibung und Zeichnung ganz sicher Hydra fusca. Die Zeichnung der Hydra vulgaris dieses Autors könnte, wie Haacke[2]) vermuthet, bezüglich der Entstehung der Tentakel an den Knospen wohl Hydra fusca sein; doch, angenommen die Zeichnung sei bei ihrem augenfälligen Schematismus wenigstens in den Hauptzügen der Natur nachgebildet, so würde die Gestalt des Polypen für Hydra grisea sprechen. Die Arbeit Mereschkowsky's leidet aber auch an Ungenauigkeiten, die von dem folgenden Beobachter der Tentakelbildung, Haacke, hervorgehoben wurden, so dass die Untersuchung Mereschkowsky's nur das eine sicher zu Tage gebracht hat, es bilden sich bei Hydra fusca die Tentakel an den Knospen nicht gleichzeitig.

Haacke[2]) benutzt die von ihm beobachteten Unterschiede in der zeitlichen Reihenfolge des Auftretens der Arme junger Knospen zur Aufstellung der Arten Hydra Roeselii und Hydra Trembleyi neben Hydra viridis, deren Knospenbildung jedoch nicht in den Kreis der Untersuchung gezogen wurde. Bei Hydra Trembleyi erscheinen die Tentakel an den Knospen gleichzeitig; bei Hydra Roeselii sprossen zunächst nur zwei gegenständige Tentakel und weiterhin immer nur je einer in bestimmter Reihenfolge.

Es dürfte nicht uninteressant sein, hier anzufügen, was jene

1) The annals and magazine of natural history. Vol. II, fifths series, 1878; p. 251.

2) Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft XIV. Bd. 1880, p. 133.

Ersten in der Beschreibung des Baues und der Lebenserscheinungen der Süsswasserpolypen mit Bezug auf die eben abgehandelten Merkmale schon ermittelt hatten; da wir aus den positiven Mittheilungen oder aus Andeutungen die Haacke'sche Hydra Roeselii als Hydra fusca – die dritte Art Trembley's, den braunen Polypen Roesel's — werden deuten können, die Haacke'sche Hydra Trembleyi dagegen als Hydra grisea — seconde espèce Trmbl. oder oraniengelben Polyp mit langen hörnerförmigen Armen Roesel von Rosenhof. —

Nach Trembley's Beobachtungen aus den ersten Monaten des Jahres 1741 sprossen bei grünen Polypen vier Tentakel an den Knospen gleichzeitig; sie wachsen und nach einigen Tagen kommt ein fünfter hinzu; ich selbst habe sechs kleine, gleich lange Tentakel an einer Hydraknospe gesehen.

Die Wachsthumsverhältnisse der Tentakel an den Knospen der anderen Polypenarten (seconde et troisième espèce — Hydra grisea und Hydra fusca —) hat Trembley nicht auseinandergehalten, da er auf Seite 156 von allen die Angabe macht: „Il ne paroit d'abord que quatre ou cinq bras.“

Mit welchem Recht sich aber Trembley auf die Zuverlässigkeit seines Zeichners beruft, glaube ich aus der genaueren Betrachtung der Fig. 8 auf Tafel VIII und aus dem Vergleich dieser Figur mit den übrigen derselben Tafel darthun zu können. Fig. 8 bezieht sich auf die troisième espèce, Hydra fusca, und man wird leicht an den Knospen nachweisen können, dass an den zuerst tentakelfreien Leibern zwei, dann drei und mehr Arme entstehen; während an den anderen Polypen, der Hydra viridis und grisea, mehrere Tentakel, nach Trembley vier bis fünf, gleichzeitig sprossen.

Somit muss Trembley's 3. Art die Haacke'sche Hydra Roeselii sein.

Auch Roesel zeichnet, ohne im Text eine Bemerkung daran zu knüpfen, an einer Enkelknospe des auf Tafel 86 seiner Historia Polyporum dargestellten Polypen nur zwei Tentakel, die in der Längsachsenrichtung der zugehörigen Mutterknospe hervorgewachsen sind. Auch die Knospen mit mehr Armen zeigen Grössendifferenzen derselben.

Nach Mereschkowsky's[1]) Zeichnung entstehen ebenfalls

1) Ann. and Magaz. Nat. Hist. S. 5. Vol. 2. Pl. XII, Fig. 1.

ein dorsaler und ein ventraler Tentakel gleichzeitig, nach Haacke[1]) entstehen die beiden lateralen Tentakel zuerst, dann folgt der dorsale u. s. f. Von der Richtigkeit der Angaben Haacke's habe ich mich durch eigene Untersuchung überzeugt. An dieser Stelle möchte ich auch noch auf die alten und leicht zu bestätigenden Erfahrungen Trembley's und Roesel's hinweisen, denen zufolge die Knospen an der Grenze zwischen Magentheil und Fuss bei Hydra fusca oft in grosser Zahl entstehen und so lange am Mutterthier haften, dass die Knospen wieder Knospen treiben, also 3 Generationen in einer Colonie vereinigt zu finden sind.

Bei der Entwicklung des Embryo[2]) entstehen bei Hydra grisea (aurantiaca Kleinenberg) und bei Hydra viridis vier bis sieben Tentakel auf einmal.

Von „dem oraniengelben Polypen mit langen körnerförmigen Armen" theilt Roesel mit: „Die zwei jungen Polypen waren nur erst drei Tage alt, als sich um ihren Kopf herum fünf Wärzlein zeigten, aus welchen hernach eben so viel Arme wurden, ohne dass nachgehends noch einer oder der andere dazu gekommen wäre." An Theilstücken sprossen nach Roesel die Tentakel nacheinander hervor (§ 20—24).

Bei Hydra grisea habe ich mit Rücksicht auf das Entstehen der Tentakel an Knospen und kleinen abgeschnittenen Stücken des Leibes das Folgende beobachtet.

An den Knospen erscheinen die Tentakel als kleine Wärzchen gleichzeitig. Es unterscheiden sich aber im Lauf der Entwicklung immer einige durch ihre Länge von den andern, bis nach 24 Stunden der Unterschied völlig ausgeglichen ist. Genauere Daten über die Einwirkung der Temperatur fehlen mir. Da aber die Schnelligkeit des Wachsthums ungemein stark von dem Wärmegrade bei diesen Thieren abhängt, so wird man bei niederer Temperatur vielleicht öfter derartige Längenunterschiede auffinden, als an warmen Tagen. Eine Beobachtung aus dem Monat Oktober möge hier ihren Platz finden.

An der unteren Hälfte einer achtarmigen Hydra grisea wird am 2. Oktober Vormittags eine cylindrische Knospe vorgefunden, deren Leibesraum noch mit der Magenhöhle des Mutterthieres in

1) Jenaische Zeitschrift Bd. XIV, Taf. 6, Fig. 1.

2) Kleinenberg, Hydra. Leipzig 1872; p. 78 und 79.

breiter offener Verbindung steht. Das geschlossene Kopfende der Knospe trägt sechs kleine Wärzchen, von denen zwei nach hinten, gegen den Fuss der Mutter zu gerichtete sich deutlich durch ihre Grösse auszeichnen. Am Nachmittag desselben Tages sind diese beiden hinteren Tentakel noch länger geworden; zwei vordere sind noch klein geblieben; ein seitlicher vorderer hat die Länge der beiden hinteren Tentakel beinahe erreicht; auch der mittlere hintere Arm ist gewachsen. Des folgenden Tages hat die Knospe sechs gleich lange Arme und ist am 4. Oktober noch nicht völlig von der Mutter abgeschnürt.

An abgeschnittenen Stücken erscheinen die Tentakel auch bei Hydra grisea nicht gleichzeitig, und je kleiner die Leibespartikelchen waren, aus denen sich ein Polyp regenerirte, desto auffälliger das successive Erscheinen der neuen Arme. Bei der Halbirung eines Polypen der Quere nach sah ich am zweiten Tage nach der Operation drei neue Arme an der geschlossenen Wundfläche der unteren Hälfte; zwei gleich lang, der dritte kleiner. Zwei Tage später hatte das Thier fünf Tentakel.

Als ich den Versuch machte, einen aus der Leibesmitte eines Polypen herausgeschnittenen Ring in drei Theile zu theilen und aus jedem der Theilstücke einen neuen Polypen zu züchten, erschien an einem Exemplar derselben zwei Tage nach der Operation ein neuer Tentakel, am dritten Tage ein zweiter und erst am sechsten Tage nach der Zertheilung waren fünf Arme vorhanden; am achten Tage besassen die regenerirten Polypen fünf gleich lange Arme und konnten sich mit ihrem Fuss wieder festheften.

Es wird somit das Erscheinen der Arme auch in derselben Species durch die Lebenskräftigkeit des Individuum beherrscht; da offenbar in einem grösseren Theilstücke eines Polypen mehr Material zu Neubildungen aufgespeichert ist, als in einem kleineren. Es ist bekannt, dass während der Regeneration aus abgeschnittenen Stücken keine Nahrungsaufnahme statt hat.

Die von mir benutzte Hydra grisea würde unter Zugrundelegung der Tentakelbildung an den Knospen nach Haacke's Definition demgemäss Hydra Trembleyi sein.

Neben dieser Unterscheidung durch die Art der Neubildung der Tentakel an den Knospen ist auch die Grösse der Nesselkapseln als bestimmendes Merkmal für die Arten der Süsswasserpolypen aufgeführt worden.

So hat Jickeli[1]) auf Grund der Grössenverhältnisse der Nesselorgane Hydra viridis, Hydra grisea und Hydra vulgaris unterschieden. Wie die Nesselorgane unterscheiden sich aber auch alle übrigen Gewebsbestandtheile des grünen von denen der blassen oder gelblichen und braunen Polypen der Grösse nach. Bei Hydra viridis ist Alles kleiner als bei Hydra grisea; die Nesselkapseln, die Muskelzellen, die Kerne und deren Theilungsfiguren. Hydra fusca steht in der Mitte. Es gibt aber bei Hydra grisea auch Nesselkapseln, die in ihrer Grösse diejenigen desselben Typus von Hydra viridis nicht übertreffen, so dass also nur die grössten Exemplare von Nesselorganen zur Artbestimmung der Hydra grisea zu verwenden wären. Dabei muss besonders betont werden, dass die kleinen Nesselkapseln der Hydra grisea nicht etwa Entwicklungsstadien seien, sondern dass sie gleich entladungsfähig sind, als die bei Weitem grösseren derselben Art.

Es ist somit, wie ich glaube, recht wichtig zu sehen, wie sich die bekannten Arten der Süsswasserpolypen nicht nur in ihrer äusseren Erscheinung, sondern auch in ihren Wachsthumsverhältnissen und selbst in den letzten Theilen ihrer Gewebe unterscheiden. Zur Artbestimmung dürften aber doch die von Trembley und Roesel schon gegebenen Characteristica ausreichen.

Wir hätten demgemäss vier Arten des Genus Hydra zu unterscheiden, deren Namen und Merkmale hier folgen:

1. Hydra viridis.

Synon.: Polype verd (Trembley); grüner Polyp (Roesel); Hydra viridissima (Pallas).

Farbe grün; 5 bis 10 ca. 5 mm lange Tentakel; Leib nach hinten allmählich verjüngt; im stark ausgestreckten Zustande fast gleichmässig cylindrisch; bis 1 cm lang.

2. Hydra grisea.

Synon.: Polype de la seconde espèce (Trembley); oraniengelber Polyp mit langen hörnerförmigen Armen (Roesel); Hydra vulgaris — Hydra aurantiaca, Hydra grisea — (Leydig); Hydra aurantiaca und grisea (Kleinenberg); Hydra Trembleyi (Haacke).

Farbe blass, gelblich oder röthlich; 5 bis 18 1 cm lange Tentakel; Leib nach hinten allmählich verjüngt, an der Fussscheibe knopfförmig aufgewulstet. Länge bis gegen 2 cm.

1) Morphologisches Jahrbuch, VIII. Bd. p. 391.

3. Hydra fusca.

Synon.: Polype de la troisième espèce (Trembley); brauner Polyp mit langen hörnerförmigen Armen (Roesel); Hydra oligactis (Pallas); Hydra Roeselii (Haacke); Hydra vulgaris (Jickeli).

Farbe braun, nach langem Hungern blass; 5 bis 10 mehrere Centimeter (nach Trembley bis zu 22 cm) lange Tentakel; hinteres Leibesende zu einem cylindrischen Schwanztheil verjüngt und auch durch die hellere Färbung gegen den Rumpf abgesetzt. Länge bis zu 2,5 cm.

4. Der blasse strohgelbe Polyp (Roesel).

Synon.: Hydra attenuata (Pallas).

Farbe strohgelb; 4 bis 7 kurze Tentakel; Leib nach hinten zu verdickt. (Auctore Roesel).

In unserer Gegend (Rheinprovinz) sind Hydra viridis und grisea weit verbreitet. Leydig[1]) hat Fundorte in seiner Abhandlung „Ueber Verbreitung der Thiere im Rhöngebirge und Mainthal mit Hinblick auf Eifel und Rheinthal" angegeben; ich selbst fand Hydra viridis in Tümpeln am Venusberg bei Bonn, Hydra grisea im Poppelsdorfer Weiher bei Bonn. Hydra fusca verdanke ich der Liebenswürdigkeit meiner holländischen Freunde M. Weber in Amsterdam und R. Horst in Leyden, denen ich auch öffentlich für die Zusendung lebenden und conservirten Materials herzlichen Dank sage. Vor einer Reihe von Jahren ist wie ich von meinem Collegen, Herrn Professor Bertkau, erfahren habe, Hydra fusca auch in der Umgegend von Cöln vorgekommen.

Die vierte Roesel'sche Art ist mir nicht zu Gesicht gekommen, so dass ich mit Sicherheit nur für die Existenz von drei Arten eintreten kann, deren Synonyma der Characteristik der Species beigefügt ist. Danach ist die Bezeichnung Hydra vulgaris bald für Hydra fusca bald für Hydra grisea gewählt und Hydra aurantiaca von verschiedenen Autoren als besondere Species, von anderen Beobachtern dagegen als mit Hydra vulgaris und Hydra grisea synonym aufgeführt worden.

Die Polypen nähren sich von Würmern, Insektenlarven und

1) Verhandlungen des naturhistorischen Vereines der preussischen Rheinlande und Westfalens. 38. Jahrg. IV. Folge. 8. Jahrg.; Bonn 1881. p. 150.

kleinen Crustaceen, die sie mit den Armen umschlingen, lähmen und in die Mundöffnung einführen. Die Weichtheile der Beute werden verdaut, ihr Hautscelet per os wieder entleert. Die Vermehrung der Polypen geschieht durch Knospenbildung, spontane und zufällige Quertheilung bei günstiger Temperatur das ganze Jahr hindurch. Die geschlechtliche Vermehrung ist auf bestimmte Jahreszeiten beschränkt. Die einzelnen Individuen sind Zwitter; man findet aber auch eingeschlechtliche und sterile Formen.

Die grünen Polypen wenden sich dem Lichte zu. Hält man in einem Aquarium gleichzeitig Hydra viridis und Hydra grisea, so sitzen alsbald die grünen Polypen auf der Lichtseite, Hydra grisea vom Licht abgewendet.

Was die äussere Form anlangt, so trägt der Leib der Polypen an dem vorderen Ende einen Kranz von Armen, deren Höhlungen dicht unter der Mundöffnung des Thieres in den Magenraum einmünden. Die Zahl der Arme ist veränderlich; man findet Exemplare mit 5, 6 und solche mit 18 Armen. Ist der Mund geschlossen, so wird er rüsselartig zwischen den Tentakeln hin und her bewegt, vorgeschoben und zurückgezogen; im halb offenen Zustande zeigt er ebenso viel Lippen, als Tentakel vorhanden sind.

Mit dem hinteren Ende ist der Polyp für gewöhnlich festgeheftet. Die Fusssohle gleicht einer Saugscheibe und ist, wie schon Trembley bekannt war, durchbohrt, so dass der Polypenleib unter Umständen einen vorn und hinten offenen Hohlcylinder darstellt, an dem nur die anhängenden Arme vorn blind geschlossen endigen.

Ist ein Polyp contrahirt, so sieht die Oberfläche wie mit Warzen besät aus; bei starker Verkürzung wird der Leib quergeringelt.

Auf Reize ziehen sich die Polypen zu einer niedrigen Urnenform zusammen; Hydra viridis schneller als Hydra grisea. Die nachfolgende Verlängerung geschieht weit langsamer als die Verkürzung. Neben den totalen Verkürzungen des Leibes und der Tentakel kommen noch partielle Contractionen vor. Oft sind die Polypen perlschnurartig geringelt, eigenthümlich spiralig gedreht, geschlängelt, gebogen, sanduhrförmig oder retortenartig gestaltet. Befindet sich zur Zeit der partiellen Contractionen Inhalt im Magenraum, so wird er gelegentlich der activen Verlängerung einer Strecke mit Gewalt in den erweiterten Theil hineingeschleudert und in die vorher verlängerte Partie wieder zurückverlagert, sobald

sich diese wieder verkürzt. Mund- und Fussscheibenöffnung sind bei diesen Manövern geschlossen.

Diese Beobachtungen, sowie das Auftreten der totalen Verkürzung auf Reize an beliebigen Stellen des Thieres, die Locomotion, das planmässige und geschickte Ergreifen der Beute zeigen, dass, wie bei höheren Thieren sowohl ein Coordinationscentrum, als auch Centralorgane für bestimmte Leibesregionen vorhanden sein müssen, dass die Innervirung der für die Verlängerung bestimmten quergestellten Muskulatur unabhängig sein muss von der Innervirung der Längsmuskeln, welche bei ihren Contractionen die Verkürzungen des Leibes und der Tentakel herbeiführen.

Die Fähigkeit die Mund- und Fussöffnung zu schliessen muss gelegentlich partieller Contractionen ein wesentliches Mittel zur Förderung der Fortbewegung des Inhaltes im Magenraum und seiner Circulation in dieser Höhle abgeben. Der Inhalt wird durch die erzeugten Druckschwankungen von Ort zu Ort hin- und hergeschleudert.

Bei der Contraction der Längsmuskulatur wird sich das Thier verkürzen; sind beide Leibesöffnungen dabei verschlossen, so wird der Mageninhalt unter höheren Druck gebracht, der beim Nachlassen der Muskelwirkung ohne Dazwischenkunft von Quermuskeln eine Dehnung hervorbringen wird. Eine wirkliche active Verlängerung werden dagegen erst die Quermuskeln besorgen können.

Wegen der Durchbohrung der Fussscheibe geht Ansaugen und Loslösen des Thieres in einfacher Weise vor sich; da der durch Schluss der Durchbohrungsöffnung und durch das Ansaugen erzeugte luftleere Raum nach aussen hin durch das Secret der Drüsenzellen der Fussscheibe verkittet wird. Nach Bedürfniss wird durch die geöffnete Lücke Leibesinhalt in diesen Raum eintreten und die Festheftung wieder aufheben.

Die Locomotionen der Polypen geschehen vorzüglich mit Hülfe der Arme, auf die sich das Thier stützt und um sie schwingend seinen alten Anheftungsplatz aufgibt, um dann wieder von Neuem mittels seines Fusses sich festzusetzen.

Bringt man einen Polypen in verdünnte Säuren, so zieht er sich stark zusammen, um nach einiger Zeit in einzelne Zellen zu zerfallen. Geeignet hierzu sind die 0,25 % Essigsäure, schwache Osmiumsäurelösungen und ca. 20—50fache Verdünnung der Flemming'schen Mischung. Vor dem Zerfall ist der Leib quergeringelt

wegen der starken Verkürzung und wie mit einem Pilzrasen bedeckt, da die für den Fang der Beute bestimmten Nesselorgane in schwachen Säurelösungen explodiren und bis zu 1,6 mm lange Fäden ausstossen. Plötzliches Uebergiessen mit starken Säuren oder mit absolutem Alcohol bringt die Polypen momentan zur Erstarrung; auch die Nesselorgane bleiben geladen, so dass man auf diese Weise sowohl die ganzen Thiere im ausgestreckten Zustande, als auch die natürliche Lagerung und Beschaffenheit der Gewebselemente studiren kann. Concentrirtere Säuren (Osmiumsäure bis zu 2⁰/₀) und absoluter Alcohol dürfen aber geradezu nur momentan wirken, weshalb sie in kleinen Quantitäten aufgespritzt und dann sofort durch viel Wasser verdünnt werden müssen. Man bringt die zu conservirenden Thiere alsdann in Alcohol von 30⁰/₀ und erhöht den Gehalt an Alcohol im Lauf einer Stunde durch allmähliches Nachgiessen bis auf 80⁰/₀, überträgt für nur wenige Minuten in absoluten Alcohol, färbt am besten mit einer alcoholischen Farblösung und legt das gefärbte Präparat in dünne Celloidinlösung für 3 bis 4 Tage ein. Alsdann wird in einen Celloidinblock eingeschlossen, in 80⁰/₀ Alcohol gehärtet und mit freier Hand geschnitten. Mit dem Microtom habe ich bis jetzt, ebenso wie mit der Paraffineinbettung bei den zarten Geweben der Polypen keine so guten Schnitte erzielen können als beim Schneiden des gehärteten Celloidinblockes mit freier Hand.

Die histologische Analyse des Polypenleibes muss sich im Wesentlichen der Grundlage anschliessen, die ihr von Leydig[1]) gegeben wurde. Demgemäss hat man ein Ectoderm von einem Entoderm zu scheiden, die beide durch die sogenannte Stützlamelle mit einander verbunden werden. Diese Häute sind aber nicht an allen Stellen gleichartig zusammengesetzt; an den Tentakeln anders als am Magentheil und ebenso verschieden an der Fussscheibe.

Das Ectoderm

des Magentheiles besteht aus Epithelmuskelzellen, einem zwischen diese Bestandtheile eingezwängten Lager zerstreuter oder in Gruppen beisammen gelagerter indifferenter Zellen und ihrer Derivate, sowie den von Jickeli entdeckten und als Centralorgane gedeuteten Zellen. Ueberzogen wird das Ectoderm von einer Cuticula, die nur von Anhangsgebilden der Nesselzellen durchbohrt ist.

1) Müller's Archiv 1854.

Die Muskelzellen. Im frischen Zustande ist der freie, der Cuticula zugewandte Saum der Muskelzellen mit einer Reihe glänzender Körnchen besetzt. Wo die Zellen mit ihren Rändern aneinanderstossen, weichen die Körnchen etwas zurück, so dass man die Areale der einzelnen Zellen bei hoher Einstellung nicht allein an den feinen Grenzlinien, sondern auch an der eigenartigen Vertheilung dieser Körnchen erkennen kann. Der übrige Theil der Zellen erscheint am lebenden Thier wasserhell. Namentlich an den Tentakeln sind die durch ihre Grösse hervorragenden Kerne am frischen Präparat zu erkennen. Isolirt man die Elemente durch verdünnte Säuren, so erkennt man an den Muskelzellen die basalen Fortsätze, die wahren Muskeln der Hydren, deren Vorhandensein zuerst von Kölliker aufgefunden, und deren Zugehörigkeit zu den Muskelzellen von Kleinenberg nachgewiesen wurde. Das Protoplasma des Muskelzellenleibes ist oft wegen der An- und Zwischenlagerung der übrigen Bestandtheile des Ectoderm durchbrochen, plattenartig zusammengedrückt, frisch und auch in Säuren nur wenig getrübt. Die Granula des cuticularen Zellsaumes schwinden bei den Isolationsversuchen. Die Muskelfasern sind dem der Stützlamelle zugewandten wieder verbreiterten Protoplasma der Muskelzellen eingelagert und stark lichtbrechend. Auf jede Muskelzelle kommen mehrere Fasern. Der Fuss der Muskelzelle zeigt an gelungenen Isolationspräparaten feine protoplasmatische Zäpfchen, mit denen die Zelle in der Stützlamelle wurzelte. Zur Zeit der Entwicklung der Geschlechtsproducte erleiden die Muskelzellen gewaltsame Zerrungen und Dehnungen; bis nach und nach die basalen Theile durch das wachsende Eierstocks- und Hodenmaterial schwinden; die Säume der Zellen eine Zeit lang als epitheliale Decke die Geschlechtsdrüsen nach aussen zu abschliessen und zum Schluss von dem reifen Ei und den fertigen Samenfäden durchbrochen werden. Die Muskelfasern des Ectoderm sind in Längszügen geordnet, sie werden also die active Verkürzung des Leibes und der Tentakel bedingen. An der Unterseite des in 0,25 % Essigsäure vom Entoderm abgehobenen Ectoderm erkennt man am besten ihre Anordnung; auf Querschnitten sieht man sie als glänzende Punkte an der Stützlamelle, auf Längsschnitten sind sie schwer zu erkennen. Während der Contraction der Muskelfasern wird die Höhendimension der Zelle vergrössert; das Ectoderm flacht sich ab, wenn der Polyp sich in die Länge streckt.

Die Dehnbarkeit und das Contractionsvermögen der Zellen und ihrer Muskelfasern ist überaus gross, wenn man bedenkt, dass bei Hydra fusca ein im ausgedehnten Zustande nach Trembley und Roesel mehrere Zoll langer Tentakel sich bis auf wenige Millimeter zusammenziehen kann. Ich selbst habe an einem Exemplar von Hydra fusca die fadenförmig ausgestreckten Arme von 2,5 cm sich auf 4 mm zusammenziehen sehen, eine Leistungsfähigkeit, welche die quergestreifte Muskulatur mit ihrer von E. Weber zu 72 % bestimmten Hubhöhe bei Weitem nicht erreicht.

Ueber die Bedeutung der Muskelzellen und ihrer eingelagerten Fasern herrscht heutzutage wohl keine Meinungsverschiedenheit. Was die Körner an dem freien Zellensaum anlangt, so wird man sie für das Secretionsmaterial der Körpercuticula halten müssen. Dies um so eher, als der Bau der Drüsen- oder Klebzellen der Fussscheibe hierauf hinweist; indem in diesen Zellen dieselben Granula, nur in grösseren Massen vorhanden sind. An den Knospen der Hydren, die im Begriff sind, sich von ihrer Mutter abzulösen, kann man deutlich die Uebergänge von einer typischen Muskelzelle zur Fussdrüsenzelle verfolgen. An der Stelle, wo der spätere Fuss sich befinden wird, sind die Granula in den Muskelzellen stärker angehäuft. Nur ganz vereinzelte Nesselzellen stehen dazwischen, bis an der fertigen Fussscheibe sich ausschliesslich Drüsezellen vorfinden. Somit können die seit Kleinenberg's Arbeit so vielfach besprochenen ectodermalen Muskelzellen ihre Doppelnatur doch keineswegs verläugnen; wenn man auch nicht mehr geneigt ist, sie als Neuromuskelzellen zu deuten. Die Fähigkeit der Zellen, verschiedene Gewebe oder Secrete zu erzeugen, habe ich schon an anderen Stellen hervorgehoben[1]).

Das intermediäre Zellenlager ist für unsere speciellen Zwecke von grösster Wichtigkeit, weshalb wir auf die Schilderung desselben einen besonderen Werth legen müssen. Die Zellen vermehren sich durch Mitose, deren Vorkommen bei Hydra von Pfitzner[2]) entdeckt wurde. Sie geben, soweit man dies bis jetzt nachweisen kann, den Nesselzellen des Ectoderm den Ursprung; zu gewissen Jahreszeiten bilden sie die Geschlechtsproducte.

Für das Studium der Zelltheilung ist Hydra grisea wegen

1) D. Archiv.

2) D. Archiv Bd. XXII.

der Grösse ihrer histologischen Elementartheile vorzuziehen. Einfache, 20 Minuten andauernde Maceration in 0,25 % Essigsäure oder in 20 bis 50fach verdünnter Flemming'scher Mischung genügt, um die Zellen zu isoliren und an geeigneten Objecten auch die einzelnen Stadien der Zelltheilung zu erkennen. Die Zellen sind wegen ihrer Kleinheit nicht wohl geeignet, in die feineren, an passenderem Material bereits bekannten Details einzudringen; es ist nicht gut möglich zu sagen, wie die Spaltung der glänzenden färbbaren Fäden vor sich gehe; aber da Knäuelform des Kernes unfärbbare Spindel mit äquatorial gelagerten kurzen färbbaren Fäden, Tonnenform mit polarer Anordnung derselben vorkommt, so wird auch hier die Mitose nach dem in Thier- und Pflanzenreich allgemein gültigen Gesetz ablaufen. Die Zellen und ihre histologische Descendenz liegen einzeln oder in Gruppen, überall die Lücken zwischen den Muskelzellen ausfüllend. Zellengruppen sind gewöhnlich in demselben Stadium der Entwicklung. Einstweilen sei hier blos registrirt, dass an den intermediären Zellen lebenskräftiger Hydra fusca im Herbst vor makroskopisch sichtbarer Ausbildung der Generationsorgane, zu einer Zeit als noch Knospen in Entwickelung waren, auch „directe Zelltheilung" gefunden wurde. Wir werden gelegentlich einer allgemeinen Betrachtung der histologischen Ergebnisse hierauf zurückkommen.

Die wichtigsten Abkömmlinge des intermediären Zellenlagers sind die

Geschlechtsproducte.

Die Geschlechtsproducte werden bei den verschiedenen Arten nicht zu gleichen Jahreszeiten gebildet. Bei Hydra viridis fanden sich Hoden und Ovarium von Anfang Juni bis Mitte September; in einem Jahre traf ich Mitte November bei verschiedenen Exemplaren Hoden mit freien beweglichen Samenfäden. Von Hydra grisea, giebt Pallas[1]) Herbst und Winter als die Zeit der Geschlechtsreife an, Schultze[2]) den Monat Mai; ich selbst sah ausser im Winter gelegentlich schon Mitte August reife Eier bei Hydra grisea.

1) Elenchus Zoophytorum p. 28.

2) Beobachtung der Samenthierchen, der Eibildung, der Selbstbefruchtung und des Auskriechens der Jungen aus den Eiern von Hydra. Von dem Stud. Max Schultze in Greifswald. Abgedruckt in der deutschen Uebersetzung von J. J. S. Steenstrup's Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur. p. 118.

Leydig[1]) beobachtete Ei- und Samenbildung bei Hydra fusca im September und October. Kleinenberg[2]) fand Hydra viridis vom April bis zum October, die beiden anderen Arten vom September bis Januar geschlechtsreif.

Danach scheinen grosse Unregelmässigkeiten in der Geschlechtsreife vorzukommen, so dass ihr zeitliches Auftreten nicht zur Bestimmung der Species verwandt werden kann.

Im Allgemeinen producirt Hydra viridis im Frühling und Sommer Samen und Eier; die andern Hydraarten werden im Herbst und Winter fortpflanzungsfähig.

Leydig[1]) und Kleinenberg[2]) sahen öfters sterile Formen, was wohl mit den Ernährungsverhältnissen der Thiere zusammenhängen mag, wie ich dies selbst mit vielen Anderen bei Fischen beobachtet habe, und was zuerst von Barfurth[3]) in überzeugender Weise erklärt wurde.

Bestätigen kann ich die Beobachtung Kleinenbergs'[4]) über den gelegentlich rein weiblichen Charakter der Hydren, während der Regel nach diese Thiere Hermaphroditen sind.

In den Herbstmonaten beobachtete ich bei Hydra viridis auch Exemplare, die man wegen der ausschliesslich vorhandenen Hoden als Männchen hätte bezeichnen müssen. Wenigstens wurden keine Ovarien weiterhin ausgebildet. Die Hoden persistiren aber stets länger als die Ovarien, wie man dies regelmässig an isolirten Thieren beobachtet, so dass es sich in diesem Falle vielleicht nur um eine ungewöhnlich lange Erhaltung der Hoden gehandelt hat.

Diese Einrichtung erleichtert und sichert offenbar die Befruchtung der Eier, die, wie es scheint, nur ganz kurze Zeit befruchtungsfähig bleiben. Da aber an demselben Thier auch vor der Reife der Eier ausgebildete Samenfäden vorhanden sind, so ist Selbstbefruchtung nicht ausgeschlossen.

Hydra viridis bringt in ihrem Eierstock nur ein Ei zur Reife; die anderen Arten mehrere Eier in getrennten Ovarien.

Kleinenberg hat die Frage aufgeworfen, ob nicht zur Zeit, wann die Geschlechtsstoffe gebildet werden, Zellen des inter-

1) Müller's Archiv 1854, p. 280.
2) Kleinenberg: Hydra p. 30.
3) D. Archiv, Bd. XXVII, p. 129 sqq.
4) Hydra, p. 30.

stitiellen Gewebes an die Stellen hinwanderten, wo Hoden und Eierstock entstehen. Ob eine solche Wanderung vorkomme, wird schwer zu entscheiden sein. Existirt sie aber wirklich, so können trotzdem die neben Hoden und Eierstock vorhandenen Partien des Ectoderm der intermediären Zellen nicht ganz beraubt sein. Man findet, freilich selten, zu gleicher Zeit an isolirten Hydren reife Hoden, Embryonen und Knospen; letztere auch dann noch, wenn die geschlechtliche Vermehrung stattgefunden hat, was an gewissen Zeichen zu erkennen ist, auf die gelegentlich der Beschreibung des Eierstockes und Eies näher eingegangen werden soll. Bei der Untersuchung feiner Schnitte fehlen zwischen Hoden und Ovarien im Ectoderm niemals die intermediären Zellen und die Entwickelungsstadien der Nesselorgane.

Somit scheint die alte Annahme, die Hydren stürben nach erfolgter Befruchtung ab, nicht immer zuzutreffen. Wenigstens spricht die Knospenbildung an einem Thier, das Samen und Ei producirt hatte sehr stark dagegen, dass der Tod die unausbleibliche Folge der Geschlechtsthätigkeit bei den Polypen sei.

Ueber den feineren Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane unserer Süsswasserpolypen mögen folgende Bemerkungen hier Platz finden.

Die Hoden werden vor den Ovarien angelegt; sie haben je nach dem Grade der Ausbildung der Samenzellen verschiedene Gestalt und Farbe. Dicht unter den Tentakeln beginnend, bilden sie im reifen Zustande mehrere, einer Mamma ähnliche weisse Erhabenheiten, die aus einem centralen feinen Krater die Samenfäden in das umgebende Wasser eintreten lassen. Ich zählte bei Hydra viridis bis zu 8 Hoden, die oft nur das vordere Drittel des Leibes einnahmen, oft aber auch bis über das tiefer gelagerte Ovarium hinausragten. Nach Kleinenberg sollen bis zu 20 Hoden vorkommen. Die Reifung der Samenfäden ist an der Spitze der Hoden stets am weitesten vorgeschritten, so dass die breite Basis noch durchscheinend sein kann, wegen der unveränderten zelligen Jugendformen, während in der Umgebung des weiss gefärbten Kraters schon reife Samenfäden sich lebhaft bewegen. Die fertigen Spermatosomen werden in das umgebende Wasser entleert.

Die Entwicklung nimmt von den intermediären Zellen des Ectoderm ihren Ausgang, die sich durch mitotische Theilung vermehren und in Paqueten zusammengelagert zuerst die Mittelpartien der ecto-

dermalen Muskelzellen platt drücken, so dass auf feinen Schnitten ein ähnlich gefächerter Bau sich zeigt, wie dies in ausgesprochener Form, allerdings durch andere histologische Vorgänge begründet, vom Insecten- und Amphibienhoden bekannt ist. Man findet die Kerntheilungsstadien der verschiedensten Art durch das Organ zerstreut. Entwicklungsstufen von Nesselzellen kommen nicht mehr vor; in der Nachbarschaft der Hoden ist in dem intermediären Zellnetz anscheinend keine Veränderung eingetreten: hier gleicht das histologische Bild dem vom nicht geschlechtsreifen Thiere bekannten. Mit der fortschreitenden Vermehrung der Samenzellen wird das auf dem Areal jedes einzelnen Hodens befindliche übrige Gewebe vernichtet; die Muskelzellen stellen schliesslich nur eine platte Decke an der Aussenfläche der Hoden dar, in der Nesselzellen nicht mehr zu finden sind. Bei Hydra viridis wandern keine Algen in die Hoden ein.

Wegen der Kleinheit der Samenelemente habe ich mich darauf beschränkt festzustellen, dass die Zellen sich durch Mitose vermehren. Die Umbildung der Samenzellen zu den Samenfäden habe ich nicht genauer verfolgt[1]). Beschreibungen und Abbildungen zur Spermatogenese der Süss- und Brackwasserpolypen finden sich bei Allman[2]), Fr. E. Schultze[3]) und Kleinenberg[4]). Nach den von Fr. E. Schultze[5]) aus der Spermatogenese bei Cordylophora lacustris gegebenen Abbildungen glaube ich schliessen zu dürfen, dass auch bei den Polypen ein Nebenkern sich finde, und das allgemeine Gesetz der Samenkörperentwicklung auch hier zutreffe. Leider waren meine Bemühungen erfolglos, Cordylophora lacustris lebend zu erhalten.

Die Ovarien. Bei Hydra viridis wird ein Ovarium gebildet, in dem auch nur ein Ei zur Reife gelangt. Hydra fusca

---

1) Nach gehärteten Präparaten scheint auch hier nicht das ganze Zellenmaterial zu Samenfäden umgebildet zu werden, sondern etwas der centralen Protoplasmamasse der Würmer-Samenkugeln Aehnliches vorzukommen (cf. Fig. 51).

2) Geo. James Allmann, A monograph of the gymnoblastic or tubularian hydroids. London 1871.

3) Fr. E. Schultze, Ueber den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris; Leipzig 1871.

4) N. Kleinenberg, Hydra, Leipzig 1872.

5) l. c. Taf. III, Fig. 6 und 7.

und grisea bringen gleichzeitig mehrere Ovarien hervor. Der Eierstock von Hydra viridis liegt gewöhnlich in oder unterhalb der Körpermitte und macht von Beginn seiner Entstehung auch makroskopisch sichtbare Veränderungen durch.

Das erste Auftreten kennzeichnet sich durch eine Auftreibung, die etwa zwei Drittel des Umfanges der Leibesmitte ergreift und durch eine stärkere Pigmentirung des Entoderm sich noch besonders hervorhebt.

Die Pigmentirung spielt ins Bräunliche und ist nicht so sehr auf eine stärkere Anhäufung von Chlorophyll, d. h. den symbiotischen Algen der Hydra viridis, als auf eine intensive Vermehrung der in den Zellen des Entoderm in Bläschen eingeschlossenen braun gefärbten Concremente zurückzuführen.

Das Ectoderm ist an dieser Stelle verdickt in Folge der lebhaften mitotischen Theilung der hier gelegenen intermediären Zellen.

Oft ist das Ectoderm an anderen Körperstellen zur Zeit der Anlage des Eierstocks auffallend verdünnt, ohne dass aber die intermediären Zellen gänzlich fehlten.

Die Theilung der intermediären Zellen, die den Eierstock zusammensetzen, schreitet so lange vor, bis sich ein oder zwei in der Mitte der Zellanhäufung gelegene Zellen durch stärkeres Wachsthum auszeichnen und beide, wie Hamann[1] gelegentlich beobachtete, zu Eiern werden. Dies ist jedoch nicht die Regel, da in den allermeisten Fällen bei Hydra grisea in dem solitären Eierstock nur ein Ei zur Reife gelangt, während alle übrigen primär ihm gleichwerthigen Zellen des Eierstocks durch eine geeignete Wachsthumsrichtung von dem reifenden Ei incorporirt werden. Im Laufe der Entwicklung werden auch hier wie beim Hoden alle übrigen Gewebe verdrängt; die Muskelzellen bilden schliesslich frei von allen Anhängen eine dünne epitheliale Decke des reifen Eies ohne jede Zwischenlagerung von Nesselzellen.

Isolirt man grüne Polypen, an denen sich das Ovarium eben kenntlich macht durch die Verdickung des Ectoderm und die Bräunung des darunter gelegenen Entoderm, so vergehen gewöhnlich vier Tage bis zur mehr oder weniger weit vorgeschrittenen Furchung des inzwischen am dritten oder vierten Tage befruchteten

1) O. Hamann, Zeitschrift für wissensch. Zoolog. Bd. 37, p. 457.

Eies. Da die Entwicklung des Eies aber nicht bei allen Thieren gleichmässig erfolgt, so hat das Studium der aufeinander folgenden Veränderungen einigermaassen mit Schwierigkeiten zu kämpfen, da am lebenden Thier selbst vom feineren Bau des Eies nur wenig und dieses auch nur bis zu einem gewissen Grade von Sicherheit zu beobachten ist. Man muss demgemäss zuvor die äusserlich sichtbaren Veränderungen studiren und dann eine Reihe von Thieren mit genau gekannten äusseren Erscheinungen abtödten und entweder auf feinen Schnitten oder an Isolationspräparaten studiren.

1. Die äusseren Veränderungen des Eierstocks.

Die flache Platte des im Ectoderm gelegenen Eierstocks zieht sich mehr und mehr nach einer Seite hin zusammen, so dass aus dem zuvor breiten Reif schliesslich eine Kugel resultirt, die den Leib des Polypen nur mit einem kleinen Segment berührt. Im Anfang waren die Grenzen des Eierstocks glatt, sie werden aber, bevor die Kugelgestalt erreicht ist, zackig sowohl an der Oberfläche als namentlich nach den Seiten hin. Während beim ersten Sichtbarwerden das Ovarium durchsichtig und dann weisslich erscheint, wird es alsbald grün getüpfelt bei Hydra viridis, und opake weisse Farbe und grüne Sprenkelung nehmen mit der Reifung des Eies zu. Das Keimbläschen wird deutlich sichtbar, wenn das Ei eine zackige Oberfläche besitzt; es nähert sich dann mehr und mehr dem Ectoderm, das als dünne Lamelle über das Ei hinwegzieht. Bald darauf entschwindet das Keimbläschen der Beobachtung; das Ectoderm oberhalb des Eies platzt, das Ei wölbt sich vor; Richtungsbläschen schnüren sich im Laufe von zwei Stunden ab; das Ei ragt als Vollkugel frei ins Wasser hinein an einem feinen Zapfen durch das von der Eiperipherie retrahirte Ectoderm festgehalten. Das vorher nackte Ei wird von einer dünnen glashellen Haut umschlossen. Dann markirt sich im Ei eine hellere Stelle und die Furchung beginnt. Die Furchung erfolgt stets senkrecht zu der Lagerung der hellen Stelle im Ei und theilt das Ei von Aussen her einschneidend in zwei symmetrische Hälften. Die Dauer der ersten Furchung variirt von einer bis zu zwei Stunden. Die Trennung der Furchungskugeln erfolgt für gewöhnlich parallel zu einer Querebene des Mutterthieres. Man beobachtet aber auch gelegentlich eine Richtung der ersten Furchungsebene, die verlängert das Mutterthier in zwei Längshälften spalten würde. Da

in der Regel die zweite Furchungsebene die zuletzt angegebene Richtung einnimmt, die dritte Ebene, die Achttheilung des Eies herbeiführend, äquatorial verläuft, so liegt hier eine ähnliche Erscheinung vor, wie sie Roux[1]) von Froscheiern beschrieben und Anachronismus der Furchen genannt hat. Das Froschei furcht sich nämlich ebenfalls nicht ganz selten zuerst in einem Meridian der zu dem gewöhnlichen Meridian der ersten Furchung senkrecht steht.

Bei der fortschreitenden Furchung bleibt das Ei eine Zeitlang äusserlich unverändert, dann aber wird es bräunlich und fällt schliesslich von dem Eiträger des Mutterthieres ab. An den Mutterpolypen besteht der Eiträger, der sich, wie schon gesagt, aus dem vorher das Ei bedeckenden Ectoderm entwickelt, eine Zeit lang als napfförmiger Anhang fort. Die Entwicklung des Embryo nimmt oft zwei Monate lang in Anspruch. Ich habe dieselbe nicht genauer verfolgt.

2. Die histologischen Veränderungen des Eierstocks und des Eies.

Die Beschreibung muss sich vorläufig aus Mangel an dem nöthigen Material auf die Entwicklungsvorgänge bei Hydra viridis beschränken.

Sobald das Ei kenntlich wird, ist es eine seine Schwesterzellen im Ovarium an Grösse überragende nackte Zelle mit fein punktirtem Protoplasma und grossem Kern, dem Keimbläschen. Im Keimbläschen ist ausser dem solitären Keimfleck noch ein deutliches Fadenwerk zu erkennen. Eier und Eierstockszellen werden von jetzt an nicht mehr vermehrt, sondern wachsen derart, dass schliesslich durch eigenartige Umbildungsprocesse in den Eierstockszellen und durch eine cellulare Verdauung von Seiten des wachsenden Eies nur die eine Eizelle übrig bleibt. Die Eizelle hat eine langgestreckte Form, mit dem grössten Durchmesser senkrecht zur Längsachse des Polypen gerichtet. Das Keimbläschen, um zuerst seine successiven Veränderungen zu verfolgen, enthält kurz nach dem Vorhandensein des einfachen Keimflecks, bald zwei, dann vier bis fünf und so fort, so dass schliesslich, wie das früher[2]) von mir für die Eier von Fischen und Amphibien be-

1) Roux, W., Zeitschrift für Biologie Bd. 21, N. F. III. Separatabdruck: Beitrag I zur Entwicklungsmechanik des Embryo p. 36.

2) D. Arch. Bd. XVIII.

schrieben wurde, ein Keimbläschen mit zahlreichen kleinen Keimflecken sich herausbildet. In frischem Zustande sieht man in den allerersten Stadien neben den Keimflecken noch eine blasse Kugel, die im Gegensatz zu den Nucleolen des Keimbläschens keine Farbstoffe in sich aufnimmt. Netze entstehen in dem lebend absolut homogenen und durchsichtigen Inhalt des Keimbläschens neben den Keimflecken nach Zusatz von Säuren oder anderen erhärtenden Reagentien. Das Keimbläschen hat eine deutliche auch isolirt darzustellende Membran.

Geht das Ei der Kugelgestalt entgegen, so rückt das Keimbläschen an die äussere Peripherie des Eies. Sein Nachweis wird schwierig und ist mir trotz vieler Bemühungen in diesem Stadium bis jetzt nicht gelungen. Der Analogie nach müsste jetzt die Mitose erfolgen, die zur Abspaltung des oder der von Kleinenberg und mir beobachteten Richtungsbläschen führt. Wer aber mit der eigenartigen Natur des Reifungsprocesses der Hydraeier einigermaassen vertraut ist, wird diese Lücke in den Beobachtungen erklärlich finden. Man müsste, um die zu erwartenden und mit ziemlicher Gewissheit vorauszusagenden Veränderungen des Keimbläschen in allen Stadien zu verfolgen und zu fixiren über ein Material verfügen, wie es für gewöhnlich nicht zu Gebote steht. Tödtete ich die Eier auch zu der Zeit ab, wo das Richtungsbläschen bald erscheinen musste, so konnte ich dennoch beim Zerdrücken des Eies in verdünnter Flemming'scher Mischung unter der Menge von glänzenden und gefärbten Einlagerungen des ziemlich grossen Eies die gesuchte Spindel nicht auffinden. Eigene und lang genug fortgesetzte auf diesen einen Punkt gerichtete Untersuchungen werden aber gewiss zur Entdeckung führen.

Abweichend von vielen anderen mir bekannten Eiern ist das Vorrücken des kugligen Keimbläschens in ursprünglicher Form bis zu der Eiperipherie. Bei Würmern beginnen die mitotischen Veränderungen des Keimbläschens schon im Eicentrum, und erst die Spindel des Richtungskörpers rückt gegen die Eiperipherie vor. Bei Hydra wird also der Beginn der Mitose erst an der Eiperipherie zu suchen sein, wie etwa bei den Eiern der Amphibien[1]).

Von dem Befruchtungsvorgang kann ich keine genaueren

1) Oscar Schultze, Anatom. Anzeiger I. Jahrgang 1886, p. 152.

Daten geben und auch zur Deutung der von mir im befruchteten Ei gesehenen lichten Stellen, die der Furchung des Dotters voraufgingen und immer senkrecht zu den Furchen standen, keinen positiven Nachweis, sondern wiederum nur die auf Analogie gestützte Vermuthung anführen, es seien diese hellen Stellen die Furchungsspindeln gewesen. Das mir zu Gebote stehende Material war zum Nachweis zu gering, und wenn ich die Furchungskugeln auch im geeigneten Moment frisch oder in Flemming'scher Mischung zerdrückte, so hinderten wiederum die sonstigen Bestandtheile des Eies jede Einsicht.

Die Veränderungen des Eidotters sind von noch umfassenderer Art als die des Keimbläschens.

In den ersten Stadien anscheinend feinkörnig und frei von Einlagerungen treten mit dem Wachsthum des Dotters deutliche Protoplasmanetze auf, die man nicht allein am lebenden und in Flemming'scher Mischung gehärteten Eiern erkennen kann, sondern deren Bewegungen, Strömungen und Verschiebungen sich eine Zeit lang nach Wasserzusatz zum isolirten Ei verfolgen lassen. Der Dotter ist nackt und wie er mit seinen zackigen Ausläufern zwischen die übrigen Eierstockszellen sich hineinzwängt, um jede einzelne derselben bequemer erreichen zu können, so muss auch durch die active Bewegungsfähigkeit seines Protoplasma die Incorporirung der Eierstockszellen in das Ei wenn nicht ermöglicht, so doch erleichtert werden. Das Ei nährt sich demgemäss wie ein Protozoon, das mit seinem amoeboiden Protoplasma seine Nahrung umfliesst und in sich aufnimmt. Man kann am Hydraei den Process deutlich genug verfolgen und möchte ich zu diesem Zwecke ganz besonders auf die Figur 74 von einem lebenden Hydraei und Figur 81 nach einem feinen Schnitt durch eine in Osmiumsäure abgetödtete Hydra viridis in der Region des Ovarium verweisen.

Fig. 74 zeigt an der Peripherie des dargestellten Eisegmentes deutliche Protoplasmastränge und Netze, deren Bewegungen ich gesehen habe; ausserdem den Zusammenhang dieser Netze mit einer Ovarialzelle, die verbreitert gegen den anfänglichen Zustand (Fig. 70) eine Zahl von kleinen glänzenden Körnchen in sich aufgenommen hat. Da die Ovarialzellen schliesslich alle verschwunden sind, sobald das Ei anfängt kuglig zu werden, so würde schon ein Bild wie in Fig. 74 zu dem Schluss berechtigen das Ei sei auf Kosten der schwindenden Ovarialzellen gewachsen. Die Art

der Aufnahme wird noch klarer demonstrirt durch die Fig. 81. Diese Abbildung zeigt rechts drei Entodermzellen, dann folgt die Stützlamelle und weiter links eine Partie des Eidotters, die in ein grösseres und ein kleineres Segment zerlegt ist, und schliesslich am linken äusseren Rande Ovarialzellen in verschiedener Gestalt. Wo Ei und Eierstockzellen scharf gegeneinander abgesetzt sind, sind in den Eierstockszellen die Kerne ebenfalls wohlbegrenzt; wo dagegen sich die Grenzen beider Elemente, des Eies und der übrigen Ovarialzellen, gegen einander verwischen, sind die Kerne der Ovarialzellen matt, verschwinden schliesslich gänzlich, und in das Ei hinein zieht eine Strasse von Körnchen, die auch in den Ovarialzellen durch die Osmiumsäure geschwärzt wurden. Es muss demgemäss in den Ovarialzellen ein chemischer Process ablaufen, der aus der Zellsubstanz in Osmiumsäure färbbare Körner liefert, die dann durch active Bewegungen des Eiprotoplasmas in das Ei befördert werden und später hier nicht mehr nachgewiesen werden können, also assimilirt sein müssen. Das Hydraei wächst also auf Kosten seiner Schwesterzellen, wie sich die mit einem Kranz von Granulosazellen versehenen Eier durch Aufnahme der Substanz der Granulosazellen vergrössern[1]).

Neben diesen die Resorption der Ovarienzellen betreffenden Vorgängen findet bei Hydra viridis zu einem gewissen Zeitpunkte auch noch die Aufnahme der grünen Algen statt, die zu allen übrigen Zeiten auf die Entodermzellen beschränkt bleiben; während der Entwicklung des Eies aber nicht allein im Eidotter, sondern auch gelegentlich in der ectodermalen Umhüllung des Eies, in den abgeplatteten Muskelzellen, zu finden sind.

Hamann[2]) verdanken wir die Kenntniss von der pflanzlichen Organisation der „grünen Körper“ des Eies bei Hydra viridis. Nach ihm werden von einem gewissen Punkte der Entwicklung die Algen aus den Entodermzellen des Mutterpolypen passiv in das Ei importirt. Ich kann die Aufahme der Algen vom Entoderm in das Hydraei bei der grünen Species nur bestätigen und verweise hierfür auf Fig. 81. Fig. 71 und 72 zeigen den Zeitpunkt der beginnenden Einwanderung an.

Die Entdeckung Hamann's illustrirt auf eine überzeugende

1) Vergl. D. Arch. Bd. 18, p. 81 u. 82, sowie die dort citirte Literatur.

2) O. Hamann, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 37, p. 457.

Weise, wie sich erworbene Eigenschaften auf die Descendenz vererben, weil die Geschlechtsstoffe im elterlichen Organismus aufbewahrt werden, also „auch den Bedingungen unterworfen sind, welche auf den elterlichen Organismus modificirend einwirken"[1].

Die grüne Hydra ist offenbar auch ohne Berücksichtigung ihrer Symbiose mit grünen Algen in vielen Punkten so sehr von den übrigen Arten verschieden, dass man sie schon der Form und Grösse nach, dem Aufbau ihrer Elementartheile und der Zeit ihrer geschlechtlichen Vermehrung gemäss für eine besondere Art wird halten müssen. Die Algen werden einmal in die Hydren eingewandert sein; in wie weit sie auf die Lebensweise und den ursprünglichen Bau der ersten Wirthe modificirend eingewirkt haben, lässt sich nicht ermessen. Ob man aus Hydra viridis durch Variation der Lebensbedingungen die Algen entfernen kann, ist eine Frage, die vielleicht experimentell gelöst werden wird. Auf Hydra grisea die Algen durch Impfung zu verpflanzen ist mir wie vielen Anderen[2] nicht gelungen. Wie dem aber auch sei, wir sehen zu einem gewissen Zeitpunkt die Algen in das wachsende Ei von Aussen und zwar vom Mutterthier aus hineingerathen und so dem entstehenden Organismus eine „erworbene" Eigenschaft aufprägen. Tiefer in die materiellen Veränderungen beobachtend vorzudringen, fehlen uns vorläufig die Mittel. Wir haben zur Zeit keine auf Erfahrung begründete Vorstellung, ob ein Ei einer Hydra viridis auch ohne die rechtzeitige Einwanderung der Algen sich in seinen übrigen im Lauf der individuellen Entwicklung auftretenden Eigenschaften dem Mutterthier gleich oder von ihm abweichend verhalten würde. Wir wissen auch nicht, ob die Aufnahme der Algen etwa durch ererbte innere Bedingungen, d. h. veränderte Structurverhältnisse vorbereitet sein müsse, oder unabhängig davon erfolgen könne; ob man mit Erfolg in die Eier der übrigen Arten Algen einwandern zu lassen vermöge. Diese Sachlage ist wohl dazu angethan, für die Vorstellungen Pflüger's[3] über die Art der Vererbung „erworbener" Eigenschaften ein illustrirendes Beispiel abzugeben; da die Algen während der Entwicklung der Eier vorhanden sein müssen, um dem entstehenden Polypen die grüne Farbe zu geben.

---

1) D. Arch. Bd. 18, p. 112 sq.

2) Vergl. hierzu Hamann, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. 37.

3) Pflüger's Archiv Bd. 32, p. 68.

Da aber die Eier in dem elterlichen Organismus diese Eigenthümlichkeit annehmen, so wird man immerhin den elterlichen Organismus als ein äusseres Agens auffassen können, welches die Eier oder die Embryonen so abzuändern im Stande ist, wie erwachsene Thiere unter veränderten Bedingungen abändern. Ob die „erworbenen" Eigenschaften bleibende sein können, wird hierdurch gar nicht discutirt. Das Interessante an dem vorliegenden Falle ist die ausschliessliche Vererbung einer Eigenschaft von Seiten der „Mutter"; da die Samenfäden der Hydren niemals Algen führen.

Ein weiteres gedankliches Ausspinnen dieses Gegenstandes würde meiner Meinung nach zu weit von dem Boden der Thatsachen uns entrücken, weshalb ich zur Beschreibung eines anderen Bestandtheiles des Eies aller Hydren übergehe.

Das sind die von Kleinenberg[1]) „Pseudozellen" genannten Eibestandtheile, von denen Korotneff[2]) behauptet, sie seien „metamorphosirte Kerne der Zellenmasse, die zur Bildung des Eies dient."

Wenn ich mir ein Urtheil über die Bildung dieser von Kleinenberg sehr gut beschriebenen Körper erlauben darf, so möchte ich an der Hand von Fig. 74, 77, 70 und 81 mich dahin aussprechen, dass die Pseudozellen, wie Kleinenberg meint, Reservestoffe für das Ei darstellen und im Lauf der Entwicklung des Embryo wieder schwinden. Sie sind anfänglich nicht vorhanden, sondern an ihrer Stelle liegen im Ei, wie Fig. 74 zeigt, kleine glänzende Körnchen; dann (man vergleiche Fig. 77) grössere Kugeln, die wohl durch Zusammenfliessen der kleineren entstanden sind, da die Zahl der kleinen Granula mit dem Auftreten der grösseren abnimmt. Zuletzt, wenn schon längst die grünen Algen im Ei zu finden sind, wie Fig. 80 und 81 lehren, sind auch die grösseren Granula nicht mehr vorhanden; die „Pseudozellen" sind an ihre Stelle getreten. Bei Hydra viridis stellen diese Körper eine glänzende Blase mit verschieden gestalteten nach Innen vorspringenden Zapfen dar und variiren der Grösse nach. Der zuerst homogene Inhalt der Blasen zeigt bei fortschreitender Entwicklung des Eies Körnchen, die sich in Ueberosmiumsäure schwär-

1) Hydra p. 40.

2) Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie Bd. 38, p. 316, Anmerkung.

zen. Glänzende Hülle und Zapfen färben sich in Jod braun, nehmen begierig Farbstoffe auf. Ausser dem Chromatin der Kerne färben sich aber bekanntlich noch viele andere organische Substanzen, so dass die Färbbarkeit nicht als diagnostisches Zeichen für die von Korotneff vertretene Ansicht gelten kann. Da man ausserdem, wie Figur 81 zeigt, an der Resorptionszone der Eierstockzellen im Ei keine Spuren der ehemaligen Eierstockzellenkerne findet, so wird man vor der Hand die „Pseudozellen" als im Ei entstandene und umgebildete Körper, Reservestoffe wie die anderer Eier, ansehen und die Frage nach der Ableitung aus bestimmten von Aussen in das Ei aufgenommenen Bestandtheilen offen lassen müssen.

Aber wenn es selbst gelingen würde, den Beweis für die Kernnatur dieser Körper zu liefern, so würde dennoch das Hydraei vor wie nach eine Zelle bleiben, die nach der Befruchtung durch Theilung sich zu vermehren im Stande ist, trotz der Symbiose mit zahlreichen einzelligen Algen, trotz der Aufnahme zahlreicher vorher morphologisch wenigstens gleichen Eierstockszellen. Dass die „Pseudozellen" an dem Aufbau der Gewebe des entstehenden Polypen keinen weiteren Antheil haben wie jedes andere Nährmaterial, ist zu erschliessen aus der Unfähigkeit sich zu theilen und aus dem nach und nach erfolgenden Schwunde.

Von den Furchungskugeln wäre noch zu erwähnen, dass sie vom Kerne ausgehend eine ausgeprägte radiäre Structur[1]) ihres Protoplasma aufweisen.

Recapituliren wir zum Schluss die wichtigsten Ergebnisse einer anatomischen Untersuchung der Bildung der Geschlechtsorgane, so ergibt sich,

dass sowohl Samen als Ei aus Zellen hervorgehen und auch im fertigen Zustande nur modificirte Zellen darstellen,

dass beiderlei Geschlechtsproducte aus denselben indifferenten Zellen des Ectoderm sich bilden, zu Anfang also kein greifbarer Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Zeugungsstoffen sich findet,

---

1) Dieser Bau der Furchungskugeln bei Hydra darf nicht mit der radiären Anordnung des Nahrungsdotters meroblastischer Wirbelthiereier verwechselt werden, die von Reichert zuerst an Fischeiern beschrieben wurde. (Müller's Archiv 1856, p. 103 sqq.; Taf. II und III.)

dass selbst die Oertlichkeit nicht maassgebend für die Heteroplastik der intermediären Zellen des Ectoderm zu Samenfäden und Ei ist, da oft unterhalb des Ovarium noch Hoden entstehen und unterhalb aller beiden Zeugungsorgane Knospen gefunden werden, die später wieder Samen und Ei produciren können. Es zeigt sich also auch bei den Hydren dieselbe Homologie der Zeugungsstoffe, die von mir in früheren Arbeiten[1]) für andere Thierclassen nachgewiesen wurde.

Dabei ist aber die scharfe Trennung von Geschlechts- und Individualzellen noch nicht so weit durchgeführt als bei höheren Thieren, da aus den intermediären Zellen des Ectoderm nachweislich auch neue Nesselzellen gebildet werden. Eine Einrichtung liegt also vor, der wir im Pflanzenreich so oft begegnen, und die beim ersten Blick wohl als starkes Argument gegen die Lehre von der Continuität der Geschlechtszellen ins Feld geführt werden könnte. Es ist dies aber nichts Anderes als eine Form der Freigebigkeit in der Bildung der zur Fortpflanzung bestimmten Elemente, wie sie uns bei jedem organischen Wesen entgegentritt. Jede Epidermiszelle einer Begonie, die im regulären Lauf der Dinge längst vermodert wäre, ist im Stande einer neuen fortpflanzungsfähigen Pflanze den Ursprung zu geben, sobald sie unter die geeigneten Bedingungen gebracht wird. Wie man aber die Pflanze zwingen kann, an Stellen, die sonst mit dem Ganzen zu Grunde gegangen wären, neue Theile und neue Pflanzen durch Gewebebildung und Vermehrung indifferenter Zellen zu erzeugen, so kann man auch durch geeignete Vorkehrungen, wo sonst Geschlechtsstoffe sicher angelegt worden wären, sterile Pflanzentheile hervorbringen.

Hier spielt wiederum die Unmöglichkeit der correcten Abgrenzung und Charakterisirung der Individualität eine grosse Rolle. Wir nennen eine Pflanze, ein Infusorium, einen Polypen ein Individuum; obwohl wir in jedem Augenblick durch mechanische Mittel dieselben in eine selbst practisch nicht unbedeutend grosse Zahl von lebens- und fortpflanzungsfähigen Individuen zerlegen können; eine Zahl die theoretisch genommen durch die mit Erfolg nachgewiesene mechanische Theilbarkeit pflanzlicher und thierischer Zellen jedenfalls noch bedeutend grösser ist. Wir nennen ein

---

1) D. Arch. Bd. 18, p. 102 und die dort angeführte Literatur.

Wirbelthier ebenfalls ein Individuum und zwar deshalb mit Recht, weil seine Existenz streng an das in ihm vereinigte Zellenmaterial gebunden und nicht weiter theilbar ist.

Der anatomische Unterschied dieser Gruppen individualisirter Wesen geht darauf hinaus, dass bei den Pflanzen und den niederen Thieren durch den Organismus indifferente Zellen, bei den Protozoen indifferente Theile verbreitet sind, die nach Bedürfniss individualisirt werden können; sei es in dem Leib der gegenwärtigen Generation — ungeschlechtliche Fortpflanzung —, oder durch die Umformung zu Generationsproducten erst in einer folgenden — geschlechtliche Vermehrung —. Die Individualisirung erfolgt mit Zugrundelegung des Princips der Arbeitstheilung entweder mit sofortiger oder erst nachfolgender Gewebebildung wie bei den Keimblättern. Wir können somit nach dieser Auseinandersetzung den Begriff der Individualisirung geradezu mit dem anatomischen Merkmal der Gewebebildung identificiren, und indem wir mit dem Wort Individuum die zeitlich begrenzte Dauer eines Wesens stillschweigend verbinden, die Functionirung der Theile auf Grund ihrer typischen histologischen Entwicklung als das Bedingende ihrer Vergänglichkeit ansprechen.

Ein lebendes Wesen ist somit als Ganzes oder in seinen Theilen soweit individualisirt und vergänglich, als die Gewebebildung und die Theilung der Arbeit vorgeschritten ist; das Ueberdauern der Einzelexistenz, die Theilbarkeit auf geschlechtlichem oder ungeschlechtlichem Wege, spontan oder künstlich bedingt, ist an das Vorhandensein undifferenzirter Zellen gebunden und ist um so grösser, je weiter im Organismus diese Zellen verbreitet sind.

Die Theilbarkeit niederer Organismen ist eine so enorme, weil die Möglichkeit der Bildung von Geschlechtsproducten an vielen Punkten ihres Leibes gegeben ist. Die Theilbarkeit der höheren Organismen ist auf die Geschlechtsorgane beschränkt; d. h. das Individuum ist an und für sich nicht weiter theilbar, die Erhaltung der Art hängt sensu strictiori von den wohl abgegrenzten Generationsorganen ab.

Wie in den Generationsorganen der höheren Thiere, so sind auch in den einzelnen Gewebegattungen derselben noch Lager anscheinend undifferenzirter Zellen vorhanden, aus denen eine Reproduction[1]) möglich ist; aber immer mit der Beschränkung der

1) Vergleiche hierzu: D. Arch. Bd. XXI, p. 335.

Erzeugung des specifischen Gewebes, so dass eine Wiederherstellung des Ganzen aus den Zellen der Keimlager der einzelnen Gewebe nicht erfolgt. Mollusken regeneriren abgeschnittene Fühler, Tritonen und Eidechsen verstümmelte Extremitäten und Theile der Wirbelsäule; aber immer erzeugen die reproductionsfähigen Wundflächen adaequate Theile, nichts Anderes, auf Grund der vorhandenen specifischen undifferenzirten Zellen. Die abgeschnittenen Theile würden ebensowenig das Ganze restituiren, selbst wenn man sie am Leben erhalten könnte, wie späterhin von den Tentakeln der Polypen wird gezeigt werden; da die zur Regeneration des Ganzen nöthigen Zellen diesen Theilen fehlen.

Somit ist an den Zellen der Keimlager der Gewebe höherer Thiere eine ebensolche Arbeitstheilung vollzogen, wie an den Zellen der Keimblätter; die Oertlichkeit ist nicht bedingend aber bestimmend für die Leistungen geworden. Dieser Unterschied fehlt bei den niederen Organismen. Aus einer indifferenten Zelle eines Polypen kann ebensowohl eine Nesselzelle als ein Samenfaden oder ein Ei gebildet werden; eine Zelle des Keimlagers im Epithel der Cornea eines Wirbelthieres kann nur Epithelialgebilde der Hornhaut erzeugen; eine Epidermiszelle einer Begonie kann die Stammmutter neuer Generationen werden.

Mutatis mutandis findet sich eine solche latente Fähigkeit auch selbst bei den höchsten Thieren. Wie A. Peters[2]) in einer aus dem anatomischen Institut zu Bonn hervorgegangenen Arbeit nachgewiesen hat, bedecken die Zellen an den Rändern eines epithelialen Defectes die wunde Fläche, indem sie amoeboid werden und die freigelegte bindegewebige Substanz der Hornhaut in einfacher Lage überziehen. Aus diesen Zellen geht dann durch fortgesetzte mitotische Theilung die neue vielschichtige Decke der verletzten Stelle hervor. Wie also bei der Begonie durch äussere Eingriffe Zellen reactivirt werden können, die sonst zu Grunde gegangen wären, so auch mit den Epithelzellen der verletzten Wirbelthiercornea. Während aber aus der Epidermiszelle der Begonie eine neue Pflanze gebildet werden kann, kann die beim

---

1) Wie viel Elemente der drei der Exemplificirung wegen angeführten Categorien aus einer Zelle hervorgehen können, bleibt hier ausser Betracht.

2) Ueber die Regeneration des Epithels der Cornea. Inaug.-Dissert. Bonn 1885.

normalen Gang der Dinge bald abgestossene Epithelzelle der Wirbelthiercornea nur neue Epithelien der Hornhaut erzeugen. Sie kann nichts Anderes erzeugen. Sie kann aber hierin auch nicht durch andere Zellen vertreten werden; da alle Angaben über Beobachtung einer Regeneration epithelialer Defecte aus fixen oder wandernden Bindegewebszellen als irrig zurückzuweisen sind.

Die Beschränkung in den Leistungen der geweblich differenzirten Zellen zeigt sich schon bei dem Auftreten der typischen Formen männlicher und weiblicher Geschlechtsstoffe. Man vermag nicht zu sagen, welche Rolle bei der Vereinigung von Protozoen zum Zweck der Copulation das eine oder das andere Individuum spiele. Die Wahrscheinlichkeit der geschlechtlichen Vereinigung ist wegen der geschlechtlich undifferenzirten Leiber doppelt so gross als bei Samen und Ei, da der histologisch differenzirte Samenkörper nur das der Form und Zusammensetzung nach von ihm verschiedene Ei befruchten kann und nicht umgekehrt.

Die specifische Arbeitsleistung der Gewebe macht also geschickt für bestimmte Zwecke, hindert aber die Uebernahme anderer Functionen. Bei den höher organisirten Coelenteraten stellen Ectodermdrüsen- und Ectodermmuskelzellen gesonderte zellige Elemente dar; ihre Sonderung ist durch Theilung aus der einzelligen Drüsenmuskelzelle der Hydra abzuleiten. Ist die Trennung der Function durch Bildung heterologer histologischer Elemente erfolgt, so findet eine Restitution der früher in einer Zelle vereinigten Potenzen in den einzelnen Theilen nicht mehr statt. Haben die intermediären Zellen der Hydra einmal Nesselzellen gebildet, so sind sie für die Fortpflanzung verloren; ist an Stelle eines Staubfadens ein Staubblatt getreten, so ist damit die Bedeutung seiner Zellen für die Erhaltung der Art geschwunden; ein Samenfaden kann nicht von einer Eizelle befruchtet werden.

Die belebte und unbelebte Natur befinden sich in einem Kreisprocess, dem in seinen einzelnen Phasen bestimmte Richtungen vorgeschrieben sind. Man kann sich keine auf Erfahrung begründete Vorstellung vom Anfang und Ende dieses Processes verschaffen. Unter den jetzt gegebenen Bedingungen stammt alles Lebende von Lebendem ab: die Continuität ist bedingt durch die verschiedenen Formen der Theilung und durch die Conjugation, die bei den Protozoen an den Leibern der Individuen, bei den

Metazoen an den Geschlechtsprodukten sich vollzieht[1]). Die Untersuchungen Bütschli's über den Conjugationsprocess der Infusorien sind inzwischen durch Balbiani, Jickeli, Plate und Gruber[2]) weiter geführt worden, so dass der ursprüngliche Vergleich zwischen der Fortpflanzungsweise der Protozoen und Metazoen in der Weise erweitert werden muss, dass nunmehr die Geschlechtsprodukte der Metazoen dem Nucleolus der Infusorien gleichzusetzen sind. Der Nebenkern oder der Nucleolus der Infusorien wäre demnach die erste Differenzirungsweise des Geschlechts[3]) im Thierreich und das Prinzip seiner lange Zeit in Ruhe verharrenden Energie dasselbe wie bei den Generationsstoffen der Metazoen.

Dem vorhin characterisirten Anfang folgt nach längerem oder kürzerem Bestehen das Ende des Individuum, indem seine Bestandtheile in einfache chemische Verbindungen aufgelöst werden. In dem Kreisprocess kann die unbelebte Materie nur da Leben erhalten, wo sie von lebendigen Zellen assimilirt wird und durch Vergrösserung oder durch Vermehrung der lebendigen Moleküle die Elementartheile der belebten Organismen, die Zellen, zur Theilung befähigt. Unbelebten Theilen die Eigenschaften zu verleihen, die das Leben kennzeichnen, will ohne das Reagens des lebenden Organismus nicht gelingen.

Der Kreisprocess geht somit stets denselben Weg; macht ihn nicht rückläufig: mag man die einzelnen Etappen in den Wandlungen des Gesammtbestandes lebender Wesen aller Zeiten zum

1) Zur Differenzung des Geschlechts, D. Arch. Bd. 18, 1880, p. 98.

2) A. Gruber: Der Conjugationsprocess bei Paramaecium Aurelia. Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br., Bd. II.

3) Unter Differenzirung des Geschlechts ist die Anlage von Geschlechtsorganen in einem werdenden Organismus zu verstehen. — Es ist eine eigenartige Fügung, dass die ersten Beobachtungen des Nucleolus der Infusorien die Deutung involvirten, der wir jetzt trotz besserer Einsicht wiederum uns nähern. Die Samenkapseln der älteren Autoren sind die Spindeln der bei der Conjugation in Wirksamkeit tretenden Nucleolen. Jeder Kundige aber weiss, ohne dass es besonders betont werden müsste, dass der auf unsere heutigen Kenntnisse aufgebaute Vergleich von ganz anderen Gesichtspunkten ausgeht, als der ältere, indem wir keineswegs die Spindeln für die Hoden mit den Samenfäden halten, sondern nur das den Generationsorganen der Metazoen gleichwerthige Element darin finden. Die Infusorien bleiben bei alledem einzellige Wesen.

Gegenstand der Untersuchung wählen, die Entwicklung eines Einzelindividuum oder die Entstehung der Gewebe durchmustern. Nimmt man das befruchtete Ei als den Ausgangspunkt der Entwicklung eines Wesens an, so bedingt jede weitere Stufe, so lang das Leben währt, die folgende und kann nicht in die vorhergehende zurückverwandelt werden, so dass in der Lebenskette des Einzelnen und Aller wohl Unterbrechung und Auflösung aber nicht Rückverwandlung auftritt. Der Embryo kann absterben; seine Zellen können aber nicht zur ursprünglichen Eizelle wieder umgelagert werden.

In einem ruhenden System könnten zur Erhaltung des Ganzen die einzelnen Theile bleibende sein. Wo Bewegung hinzukommt, werden die einzelnen Theile entweder abgenutzt oder bei einer nicht vorgesehenen Combination wechselnder Bewegungsformen zerstört werden. In einer Maschine ersetzt die Menschenhand das unbrauchbare Rad, tauscht den gebrochenen Hebel aus. Die lebendige Natur ergänzt das Abgängige aus sich selbst, indem sie von ihrem Material stets nur eine bestimmte Zahl von Theilen, sagen wir Zellen, durch die Umformung zu Geweben individualisirt, um den Einflüssen der Aussenwelt direct gegenüber zu treten und in der Wechselwirkung mit ihr zu altern und sich zu verbrauchen; sie hält einen Grundstock von Zellen in den Individuen aufgespeichert, die bis zur geeigneten Zeit inactiv liegen bleiben und nicht nur eine Wiederherstellung — das ist die Vererbung — sondern auch eine Anpassung ermöglichen.

Der Tod[1]) gewährt den Arten die Aussicht der Erhaltung durch Individuen, die sich den stets wechselnden äussern Bedingungen gemäss umformen können.

Die Lebensdauer der Gewebe ist überall da, wo ein Keimlager ihnen beigegeben ist, immer nur ein verschwindender Bruchtheil der Lebensdauer des Organismus, der aus diesen Geweben aufgebaut ist. Der Organismus selbst nur eine ephemere Existenz

1) Es liegt mir fern die Einrichtung des Todes in der Natur erklären zu wollen, da Nichts gefährlicher ist, als für die Erscheinungen andere Gründe aufzuführen, als solche, denen wir nachgehen können. Die lebenden Wesen könnten ganz gut ewig gedacht werden, wenn ihre Gewebe anpassungsfähig genug gedacht würden. Da die Gewebe sich abnutzen, so muss der Tod eintreten. Die obige Auseinandersetzung macht daher auf nichts Anderes als den Werth einer Beschreibung Anspruch.

im Vergleich zur Art, die durch die Geschlechtszellen[1]) in ihrem Bestande gesichert ist. Ueberall also Vergänglichkeit und daneben überdauernde Theile, die sobald sie bestimmte Functionen übernehmen, alsbald wieder in das Meer der unbelebten Welt zurücksinken.

Nach einer so weiten Abschweifung werden wir uns erinnern müssen, dass wir uns hier noch mit der Beschreibung des Ectoderm der Polypen zu beschäftigen haben, und dass die intermediären Zellen auch den Nesselorganen den Ursprung geben. Es wird sich empfehlen, zuerst von den fertigen Theilen, dann von ihrer Entstehung und Bedeutung zu handeln.

Von Nesselorganen sind bei den Polypen des süssen Wassers drei Formen vorhanden. Sie unterscheiden sich schon durch ihre Grösse, sind bei Hydra viridis, absolut genommen, am kleinsten; aber bei Hydra grisea nicht von solch' constanten Dimensionen, dass nicht gelegentlich die grössten von Hydra viridis den kleinsten desselben Typus bei Hydra grisea gleichkämen. Hydra fusca nimmt eine Mittelstellung ein mit ebenfalls beträchtlichen Schwankungen. Namentlich gilt dies von der ersten der sogleich näher zu beschreibenden Arten.

Neben den drei völlig ausgebildeten Formen kommt eine vierte mit rudimentärem Fangapparat vor: abortive Form.

Die Nesselorgane sind modificirte Zellen, die bei allen drei Arten folgende Bestandtheile aufweisen:

1. die protoplasmatische Hülle mit verschieden gestalteten, nach abwärts gerichteten Fortsätzen und einer oberen Theca;

2. den Kern, der stets nachweisbar ist;

3. ein die Cuticula der äusseren Leibesschicht durchbohrendes feines Stiftchen;

4. den eigentlichen Apparat der Nesselzelle: eine continuirlich geschlossene Röhre, die in verschiedener Weise in ihr unteres erweitertes Ende — die Kapsel — eingestülpt ist und innerhalb der Kapsel entweder einfach gewunden verläuft oder noch eine oder mehrere Einstülpungen erleidet — der Faden —;

5. im Kapselraum eine Flüssigkeit, die Farbstoffe in sich aufnimmt, in Ueberosmiumsäure sich lebhaft bräunt und nach der Explosion kleiner wird.

1) Mit den für die Protozoen, Pflanzen und Metazoen eigenartigen morphologischen Modificationen.

Es ist schwer, die Unterschiede der drei Arten von Nesselorganen in eine einzige prägnante Bezeichnung zusammenzufassen, da sowohl die Form der Kapsel, als die Länge und Beschaffenheit des Fadens und auch die relative Grösse für jede Art gleich typisch sind. Man wird demzufolge die Arten nach der Grösse geordnet am einfachsten ziffermässig benennen.

Die erste Art ist die relativ grösste. Ihre Kapseln sind stark glänzend, am unteren Pole zugespitzt, dann bauchig aufgetrieben und namentlich nach der Entleerung am vorderen Ende unter der Oeffnung ringförmig eingeschnürt.

Man findet bei Hydra grisea Kapseln von 20 μ Länge und 15 μ grösster Breite; daneben aber auch solche von nur 9 μ Länge;

bei Hydra viridis von 10 μ Länge und 7 μ grösster Breite;

bei Hydra fusca von 13 μ Länge und 7 μ grösster Breite.

Das Stiftchen ist hier am kleinsten, 5 μ lang; aber wie bei den beiden anderen Arten von Nesselapparaten seitlich von der Kapsel der Zelle eingefügt.

Der Faden ist recht complicirt in die Kapsel eingestülpt und gibt vor der Entladung folgendes Bild. Vom vorderen Pole senkt sich, im Centrum verlaufend, bei den Entwicklungsstadien tiefer hinab, bei den reifen Zellen nicht bis zum Mittelpunkt der Kapsel eine dünne Röhre; in ihr liegt ein dolchartiger Körper mit nach vorn gewandter Spitze; der Faden setzt mit einem dickeren Abschnitt am stumpfen untern Ende des Dolches in Längswindungen zusammengelegt sich an, verschmächtigt sich und wird nun in spiralige Querwindungen aufgerollt, um nahe dem vorderen Pole zwischen der Kapselwand und der dünnhäutigen Röhre zu enden.

Ist der Faden herausgeschnellt, so wird in allen Fällen die Kapsel mit ausgestossen und der Beute angeheftet. Zuweilen sieht man aber auch die ganze Zelle mit herausgerissen werden.

Nach der Explosion unterscheidet man deutlicher als vorher den eigentlichen Bau des Nesselorgans; die einzelnen Abschnitte sind gegeneinander abgesetzt. Auf die Kapsel folgt eine etwa halb so lange, gradwandige zarthäutige Röhre, an deren vorderem Ende drei weitabgespreizte und nach rückwärts gerichtete starke Dornen stehen; die Fortsetzung bildet ein mit kleinen starren Borsten besetzter Conus von etwa der halben Länge des vorhergehenden Abschnittes, den Beschluss macht ein dünner Faden von vierzehn- bis fünfzehnfacher Länge der Kapsel. Diese nimmt jetzt keine

Farbstoffe mehr auf und bräunt sich auch nicht mehr in Ueberosmiumsäure. Ist der ausgetretene Faden breit genug, dass man ein Lumen in ihm unterscheiden kann, so kann man mit denselben Mitteln wie vorher in der Kapsel, jetzt in ihm eine Flüssigkeit nachweisen, die fehlt, wenn der Faden ganz dünn sich präsentirt. Es muss somit die Flüssigkeit aus dem Kapselraum in den ausgestülpten Faden eintreten und aus diesem, etwa nach dem Abbrechen seiner Spitze sich wieder entleeren können. Oft ereignet es sich, dass der Faden bei der Entladung nur mit einer kurzen Schlinge aus dem Kapselraum hervortritt oder abbricht, so dass der grösste Theil in der Kapsel zurückbleibt.

Diese Fälle sind äusserst lehrreich für den Mechanismus der Explosion, die sich mit einer solchen Geschwindigkeit unter den Augen des Beobachters gelegentlich vollzieht, dass eine Erkennung der einzelnen Phasen unmöglich ist.

Hier die Schilderung eines Bildes der ersten Art. Die Kapsel enthält in ihrem unteren Theile den aufgerollten Faden, ein Beweis, dass der Druck der in ihr enthaltenen Flüssigkeit nur wenig verändert ist. Nach aufwärts setzt sich an die Kapsel die dünnwandige Röhre an, die an ihrer Spitze den dolchartigen Apparat trägt, den wir von dem ruhenden Nesselorgan her kennen. Der Faden zieht in der Röhre aufwärts und gelangt in der Höhe des Dolches mit einer Schlinge nach aussen.

Es muss somit bei der Entladung der Nesselzelle zuerst die zarte Röhre herausgeschleudert werden; der an ihrer Spitze befindliche Dolch wird dem nachfolgenden Faden leichter einen Eingang in die Haut der erjagten Beute verschaffen können und in den meisten Fällen erst nach dieser Wirkung sich zu den nach rückwärts gerichteten Dornen entfalten, zwischen denen vorher der borstenbesetzte Conus verborgen war.

Wenn der Faden reisst und die rückwärtig gelegenen Theile völlig ausgestreckt sind, die Röhre, der Conus und die zwischen beiden befindlichen Dornen, so ist die ursprüngliche Anordnung an dem im Kapselraum zurückgebliebenen Fadenconvolut nicht mehr zu erkennen. Dieses füllt vielmehr in ungeordneten Schlingen die ganze Kapsel aus, zum Beweis dass der Druck der elastischen Kapsel die ganze in ihr enthaltene Flüssigkeit ausgepresst hat. Nicht selten ereignet es sich, dass der Nesselapparat noch unvollständiger explodirt und nur die zarthäutige Röhre und die zu-

sammengelegten Dornen ausgestülpt werden. Der Faden konnte nicht folgen und die dünne an die resistente elastische Kapsel sich anschliessende Röhre ist in diesem Falle bauchig aufgetrieben.

Die Lagerung des Conus innerhalb der zusammengelegten Dornen bei der Ruhelage des Nesselapparates kann nicht direkt beobachtet, aber wohl aus Messungen erschlossen werden. Der Conus muss innerhalb der zum Dolch zusammengelegten Dornen nach vorn gerichtet liegen und sich nach rückwärts in den eingestülpten Faden fortsetzen, der, wie schon hervorgehoben, an seinem Anfangstheil breiter ist als an seinem Ende.

Die zweite Art von Nesselzellen ist eiförmig von Gestalt, bedeutend kleiner als die vorhin beschriebene und um Vieles einfacher gebaut. Das seitlich eingefügte Stiftchen überragt die Cuticula weit mehr — 9 μ — als bei der ersten Art. Die Kapsel ist dünnwandig, aber ebenso wie bei der grossen vorhergehenden Form stark glänzend, 9 μ lang und 3,5 μ breit. Im ruhenden Zustande ist der Faden folgendermassen eingestülpt. Am vorderen Pole befindet sich ein kleines Knöpfchen und dicht unter diesem, seitlich beginnend, liegen in der Querrichtung vier glänzende Fadenschlingen, die breiter sind als die nun in der unteren Kapselhälfte folgenden, longitudinal aufgerollten. Der Glanz der Schlingen wird, wie sich am herausgeschnellten Faden zeigt, durch drei Reihen spiralig geordneter Rippchen bedingt, die wie Widerhäkchen gegen die Kapsel gerichtet sind. Die Verbindung der glänzenden Schlingen mit dem vorderen Pole der Kapselwand wird durch eine zarte dünne Röhre hergestellt, deren Oberfläche am herausgestülpten Faden keinerlei Relief zeigt. Das Nesselorgan ist also auch hier eine eingestülpte Röhre; die Kapsel ist das untere Ende; hierauf folgt ein glattwandiger, dann ein breiter mit drei Spiralen von Häärchen besetzter und zuletzt ein dünnerer Abschnitt. Der Faden ist breiter als bei der ersten Art, aber nicht so lang; er misst gewöhnlich im ausgestreckten Zustande bei Hydra grisea 0,7 mm.

Die dritte Nesselzellenart ist die kleinste und zugleich am einfachsten gebaute. Das Stiftchen erreicht die Länge des der zweiten Art, 9 μ, und übertrifft sie bisweilen sogar, 11 μ, bei Hydra grisea.

Die Kapsel ist birnförmig, bei Hydra grisea 5,5 μ lang, mit stumpfem hinteren und vorderem spitzen Pole, an dem die Ein-

stülpung des Fadens beginnt, der bis zum Grund der Kapsel reichend in anderthalb Windungen weitspurig zusammengebogen ist. Gelegentlich der Explosion wird der Faden korkzieherartig gewunden; seine Oberfläche ist glatt. In Ueberosmiumsäure werden auch die entleerten Kapseln dieser Art grauschwarz.

Ueber das numerische Verhältniss der verschiedenen Arten von Nesselzellen an den Armen und dem Magentheil der Hydra grisea gebe ich einige Zählungen an Thieren, die in Ueberosmiumsäure getödtet waren.

In jedem Muskelfelde der Tentakel stehen ein bis zwei Nesselzellen der ersten Art, ebensoviele der zweiten und mindestens zwölf der dritten Art. Dieses Verhältniss ändert sich zu Gunsten der beiden ersten Arten am Magentheile, wo nur wenige der dritten Art sich finden. Das Ectoderm der Fussscheibe führt gar keine Nesselzellen; doch kommen in ihnen zuweilen in einer Kapsel gelegene glänzende Fadenstücke vor, die ich für abortive Nesselapparate zu halten geneigt bin, und die sich auch anderwärts im Ectoderm finden. Nach meinen Erfahrungen sind die im Entoderm zuweilen sichtbaren Nesselkapseln nicht an Ort und Stelle entstanden, sondern mit der Nahrung eingeführt, weil man sie nicht an allen Thieren dort findet und am zahlreichsten bei umgestülpten Polypen, die in der Rückkehr zur normalen Lagerung ihres Leibesschichten sich befinden.

Die verschiedenen Nesselzellen haben, wie man durch vergleichende Versuche feststellen kann, bestimmte Verwendung bei verschieden gestalteten Oberflächenverhältnissen der erjagten Thiere. Grosse glatte Flächen werden mit den Nesselfäden der ersten Art bespickt; Haare oder zarte Borsten mit den Fäden der dritten Art umwunden. Gibt man einer Hydra grisea einen kleinen Nematoden, so ist dieser nach kurzer Zeit von den Armen gefasst und mit Nesselkapseln der ersten Art wie übersät, die bis zum Hakenapparat eingesenkt erscheinen. Der Faden scheint das Thier nur zu umgreifen; ich sah wenigstens keine unzweifelhafte Stelle, wo er in die derbe Cuticula eingesenkt gewesen wäre. Auf der Cuticula lagen viele Fäden die so fest hafteten, dass beim Rollen des Objects unter dem Deckglas die Fäden an dem Wurm hängen blieben und dicht an den Kapseln abrissen. Die abgeschossenen Nesselprojectile dieser Art sind von verschiedener Grösse; manche hatten den Nematoden nicht getroffen und schwammen frei umher.

Von den Nesselorganen der dritten Art mit dem spiralig gedrehten dicken und weichen Faden zählte ich am gepackten Wurm nur zwei.

Bringt man in den Bereich einer Hydra einen kleinen Krebs, etwa einen Cyclops, so werden die Nesselfäden der dritten Art zu Hunderten um die zarten Haare und Borsten der erjagten Beute geschlungen und die der ersten Art den breiteren Theilen angeheftet oder in deren Cuticula eingesenkt.

Es wäre interessant, vergleichend die Nahrung der einzelnen Coelenteraten zu untersuchen, da soweit aus der Literatur ersichtlich ist, nicht bei allen Species die drei Arten von Nesselorganen der Süsswasserpolypen vorkommen und bei vielen auch der grossdornige Widerhakenapparat der grossen Nesselfäden unserer Hydren fehlt.

Die Entladung der eiförmigen zweiten Art von Nesselkapseln habe ich bis jetzt weder bei der Darreichung von Würmern noch von Crustaceen an Hydra beobachten können, so dass ich vorläufig über die Verwendung dieser Nesselfäden nichts Näheres mittheilen kann. Sie entladen sich auf starken Druck und auf Zusatz von verdünnten Säuren.

Der Vergleich der Nesselzellen mit Samenfäden hat viel Bestechendes; er liegt aber nicht näher, als der Vergleich mit allen anderen Gewebe oder Secrete bildenden Zellen; da nur das Prinzipielle der Bildung gemeinschaftlich, die Art der Ausführung aber im Einzelnen ungemein verschieden ist. So tritt der Nesselfaden nie mit dem Kern in Contact, wie es doch beim Samenfaden der Fall ist. Die Geissel des Samenfadens ist aus einem oder zwei elastischen Fäden und einer bei den verschiedenen Species verschieden gestalteten protoplasmatischen Hülle gebildet; der Faden der Nesselzelle ist hohl und entbehrt jeder die Bewegung vermittelnden Beigabe von Protoplasma.

Gebildet werden die verschiedenen Arten von Nesselapparaten aus den indifferenten intermediären Zellen des Ectoderm. Man nimmt überdies an, die Nesselkapseln und die eingestülpten Fäden könnten nach geschehener Entladung in den restirenden Zellen von Neuem gebildet werden. Ich glaube bei Hydra wohl mit Unrecht. Man findet nämlich nie in den oberen Lagen des Ectoderm Entwicklungsstadien, sondern nur in der Tiefe, nahe der Stützlamelle. An den Tentakeln, wo das intermediäre Lager indifferenter Zellen fehlt,

stehen nur fertig gebildete Nesselorgane. Dies gilt auch von den eben angelegten und den wachsenden Tentakeln der Knospen oder verstümmelter Polypen.

Es müssen somit die Nesselkapseln vom Magentheil her nach den Tentakeln vorgeschoben werden; in dieser Wanderung werden sie durch die spiralige Anordnung der Theile am Ectoderm der Tentakel, die schon älteren Beobachtern auffiel, unterstützt werden. Der spiralige Bau im Ectoderm der Tentakel ist am überzeugendsten an den dünnen lang ausgestreckten Armen von Hydra fusca zu erkennen.

Die Entwicklungsstadien der einzelnen Nesselzellen-Arten sind von Anfang an verschieden. Die Ausbildung der complicirtesten ersten, grossen Art geschieht folgendermaassen:

Eine indifferente Zelle des Ectoderm wächst und scheidet in ihrem Inneren ein Bläschen aus, das mit leicht getrübtem Inhalt sich gegen das feinkörnige und von Fäden gestrickte Protoplasma absetzt. Der Inhalt des Bläschens zeigt alsbald hellglänzende Körner wie die Nucleolen des Kernes; es streckt sich, spitzt sich vorn zu und verlängert sich an diesem Pole zu einer Röhre, die in vielen Windungen um die übrigen Theile des Bläschens herumgeschlungen ist oder nach vorn zu in einem Convolut zusammengedreht daliegt. Um diese Zeit ist die Spitze der Nesselkapsel, denn zu dieser wird das Bläschen, nach abwärts gegen die Stützlamelle gerichtet, so dass man annehmen kann, der nun folgende Prozess der Einstülpung werde mechanisch durch den Druck der Muskelzellen und den Widerstand an der Stützlamelle eingeleitet. Die Nesselzellen drehen sich nämlich, sobald die Einstülpung des Fadens vollendet ist, mit dem vorderen Pole nach aufwärts. In den ersten Abschnitt des eingestülpten Fadens sprossen die Dornen von der Basis des Conus nach aufwärts; die vorher rundliche, weiche, breite Kapsel nimmt dichtere Beschaffenheit und ihre definitive Form an; die Röhre mit dem Dornapparat rückt aus dem Grunde der Kapsel mehr in die Höhe. Wenn die fertige Nesselzelle ihre Wanderung bis gegen die Cuticula vollendet hat, streckt sie das feine Stiftchen hervor, das an allen fertigen Nesselzellen der Tentakel und des Leibes sich findet. Wie Jickeli[1]) nachgewiesen hat, liegt dieses Stiftchen seitlich in einer Röhre; es lässt sich nach abwärts bis in das Protoplasma der Zelle verfolgen.

1) Morphol. Jahrbuch VIII. Bd., p. 394.

Die Zahl der während der Entwicklung zu Grunde gehenden Nesselkapseln ist ziemlich bedeutend; man findet die abortive Form, krümlige glänzende Körnchen oder kurze Fadenstücke in einem zarthäutigen Bläschen eingeschlossen, ziemlich häufig vor.

Die geeignetste Methode zur Untersuchung der Nesselorgane ist für die fertigen Theile die Beobachtung der Tentakel, die man in Wasser unter Deckglas durch Sauerstoffentziehung in einen lähmungsartigen Zustand versetzt hat. Dies erreicht man, indem man dem Polypen die Fussscheibe abschneidet und ihn dann einfach in einem Tropfen Wasser vor Druck und Verdunstung geschützt unter ein Deckglas legt. Nach etwa einer Stunde sind die Tentakel genug ausgedehnt, um ganz durchsichtig zu sein und hinlänglich unbeweglich, um mit den stärksten Linsen durchmustert zu werden. Das Abschneiden des Fusses hindert den Polypen schon von Anfang an lebhafteren Bewegungen. Bei den Versuchen, die einzelnen Nesselzellen und Nesselkapseln zu isoliren, leisten verdünnte Osmiumsäure, Essigsäure von 0,25 %, 20fach verdünnte Flemming'sche Mischung und Müller'sche Flüssigkeit gute Dienste. Doch werden durch alle diese Reagentien theils die Kapseln aufgesprengt, theils Trübungen in denselben erzeugt, vor allem aber die Dimensionen verkleinert, so dass die Untersuchung des lebenden Gewebes sicher den Vorzug verdient. In Müller-scher Flüssigkeit werden die protoplasmatischen Fortsätze der einzelnen Nesselzellen gut zur Anschauung gebracht. Ob in allen Fällen Muskelfasern diesem Protoplasma beigegeben sind, wie Chun[1]) dies für Physalia nachgewiesen hat, mag dahingestellt bleiben. Wo die Fasern fehlen wird das Protoplasma genügen, den nöthigen Druck zur Entladung der Kapseln auszuüben.

In Müller'scher Flüssigkeit explodiren meist alle Nesselkapseln der kleinen Form. Der Faden gleicht einer Spitzkugel und zeigt mit grosser Regelmässigkeit vier zu einem Conus zusammengelegte Windungen. Meist stecken die Kapseln mit dem hervorgeschnellten Faden noch in der Zelle; es kommen aber beide Theile auch isolirt vor. Dann gleicht die entleerte Zelle einer geplatzten Becherzelle[2]). Der Kern nimmt lebhaft Farbstoffe auf,

---

1) D. Chun, Zoologischer Anzeiger Nr. 99, Jahrgang 1881, p. 646.

2) Aus diesem Verhalten zeigt sich, dass die Zellsubstanz um die Kapsel herum zu einer festen Hülle erhärtet ist, deren Abstand von der Kapselwand

liegt bald dicht unter der Theca, bald weiter abwärts. Oft zieht sich der Zellleib nach abwärts in eine feine Spitze aus, bald ist an dieser Stelle eine zarte Platte vorhanden, hier einfach, anderwärts wieder in zwei oder mehrere Fortsätze gespalten.

Ebenso variiren auch die Fortsätze an der Basis der 2. Art von Nesselzellen. Ist der mit feinen Widerhäkchen dicht besetzte Faden ausgetreten, so kann man neben ihm in günstigen Fällen noch das Cnidocil erkennen, was in den meisten Fällen fehlt oder durch den Faden verdeckt wird.

Die Entwicklung der Nesselzellen verfolgt man am besten an den Knospen, da hier selbstverständlich mit Sicherheit möglichst viele derselben anzutreffen sind, was bei fertigen Thieren keineswegs immer der Fall ist. Am geeignetesten zur Isolirung ist leichter Druck auf das in Wasser gelagerte lebende Thier. An den Entwicklungsstufen der Nesselapparate sind die Schrumpfungen durch Reagentien noch störender als bei den ausgebildeten. Hydra grisea ist das passendste Object zur Erkennung feinerer Einzelheiten.

Eine Vorstellung über den Bau der Nesselkapseln und die Lagerung des Fadenapparates in denselben ist erst seit Moebius[1]) Arbeit über Bau und Mechanismus der Nesselkapseln ermöglicht worden. Günstiges Material, die walzenförmigen Nesselkapseln aus den Mesenterialsschnüren der an der englischen Küste lebenden Becherkoralle, Caryophyllia Smithii Stok., liessen das Folgende erkennen.

Die Kapsel enthält eine wasserklare Flüssigkeit, einen Axenkörper aus drei eingestülpten Rohrabtheilungen und eine gewundene Fortsetzung desselben Rohres.

Die Elasticität der Kapselwand, zu der noch ein schwacher Druck im umgebenden Gewebe hinzutreten muss, bewirkt die Aus-

---

im Leben nur gering ist, durch erhärtende Reagentien bei allen drei Arten von Nesselzellen aber so vergrössert wird, dass die im frischen Zustande der Kapsel anliegende Hülle weit absteht. Der Vergleich mit einer Becherzelle wird somit in der Art durchzuführen sein, dass man die Hülle der Theca, die Nesselkapsel und ihren Inhalt dem in der Theca enthaltenen Secretionsmaterial gleichsetzt.

1) Moebius, V. Bd. d. Abhdlg. des naturwissenschaftl. Vereins zu Hamburg. 1860.

stülpung des von der Kapsel umschlossenen Rohres, das durch die eingepresste Flüssigkeit des Kapselraumes ausgedehnt wird.

Die Nesselorgane der Caryophillia Smithii können nun gleichsam ein Schema abgeben für alle anderen bekannten. Die Reihenfolge der einzelnen Abtheilungen bleibt sogar stets dieselbe, und der Versuch die verschiedenen Formen auf dies Schema zurückzuführen mag nicht zu gewagt erscheinen, wobei vorausgesetzt wird, es seien die Dimensionen der einzelnen Abschnitte verändert oder die Endabtheilungen derselben nicht zur Ausbildung gelangt.

In dem Fadenapparat der Nesselorgane der Caryophylla folgt auf die Kapsel zuerst eine glatte Strecke, dann eine mit starken weit abstehenden Haaren besetzte; darauf verengert sich der Schlauch und trägt in spiraligen Windungen feine Härchen, um schliesslich in das lange dünne Schlauchende überzugehen. Man kann demgemäss an dem Nesselorgan neben der Kapsel noch vier Abtheilungen des Fadens unterscheiden. Die grossen Nesselorgane der Hydren sind ähnlich gebaut. Auf die Kapsel folgt als erste Schlauchabtheilung eine zarte nackte Röhre, an die sich später die starke dornentragende und darauf die mit feinen Haaren besetzte Abtheilung anschliesst; diese selbst trägt den hohlen Faden. Die anderen Nesselorgane der Hydren haben nicht so viel Abtheilungen. Die zweite, langeiförmige Art hat wie eine gleiche[1]) der Caryophyllia Smithii nur drei Abtheilungen, eine kurze eingestülpte Röhre, eine nur wenig verschmächtigte parallel der Queraxe der Kapsel gewundene Strecke und zuletzt ein in der Längsrichtung aufgewundenes verdünntes Ende. Die dritte fast runde Art der Hydren hat nur ein in die Kapsel in anderthalb Windungen zusammengelegtes ganz glattes Rohr, was am besten mit der ersten glatten Abtheilung der anderen Nesselorgane identificirt wird, während die übrigen Theile bei dieser Art nicht zur Ausbildung kamen.

Diese grosse Uebereinstimmung im Bau und in der Entwicklung der Nesselorgane berechtigt uns, so denke ich, zu der Annahme, dass alle dieselbe Wirkung ausüben werden und nur ihre Form, nicht die Art des zur Lähmung dienenden Secretes den Oberflächenverhältnissen ihrer Beute angepasst haben.

Die Beobachtung R. v. Lendenfeld's[2]), dass, „obwohl hun-

1) Vergl. Taf. I, Fig. 9 der Moebius'schen Arbeit.

2) Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. Bd. 38, p. 497 sqq.

derte von Kapseln sich entladen, wenn ein verdauungsfähiger Körper die Cnidocils berührt, doch keine einzige losgeht, wenn Sand auf dieselben fällt" kann ebenso gut von dem Gesichtspunkt einer mechanischen Erklärung aus, als durch die Annahme eines complicirten nervösen Apparates erklärt werden. Es ist denkbar, dass die Sandkörner nicht der adaequate Reiz für die betreffenden Stifte der Nesselorgane seien, wie eine glatte Fläche die kleinen Nesselorgane der Süsswasserpolypen nicht zur Entladung bringt, obwohl die kürzeren Stiftchen der bei dieser Gelegenheit explodirenden grossen Nesselkapseln offenbar erst später von der glatten Fläche berührt werden können.

Wenn es erlaubt ist, eine Meinung über den Mechanismus der Entladung der Nesselkapseln im Anschluss an die von Moebius aufgestellte Theorie auszusprechen, so möchte ich annehmen, dass die Nesselzellen unabhängig von dem Willen des Thieres eine gradezu automatische Entladung erleiden. Ueberall wo ein Widerstand geeigneter Art das Stiftchen einer Nesselzelle trifft, contrahirt sich ihr Protoplasma oder die beigegebene Muskelfaser, presst die Flüssigkeit der Kapsel in den Anfangstheil des Fadens und wird in der Vollendung der Ausstülpung durch die Elasticität der Kapsel unterstützt. Beim Fang der Beute sieht man nur aus den Stellen der Tentakel Nesselfäden herausgeschleudert werden, die mit dem umarmten Object grade in Berührung sind. Aus diesem Grunde glaube ich, ist jedem einzelnen Nesselapparat ein Stiftchen beigegeben, welches als tactiles Organ das Protoplasma der zugehörigen Zelle zur Contraction anregt. Man muss den Unterschied betonen zwischen der Entladung der Nesselzellen, die in letzter Linie ja auch auf Contractionen von Protoplasma zurückzuführen ist, und der Contraction der Muskelzellen.

Die Contractionen der Muskeln sind lokale oder totale; die Contraction der Nesselzellen dagegen ist stets eine lokale; sie wird auch nicht durch die Contractionen der umgebenden Muskelzellen bedingt, da bei Reizungen die ein Thier treffen, sich zwar alle Theile zusammenziehen, aber nur an dem Ort der Berührung sich Nesselkapseln entladen.

Die Nesselorgane der ersten Art müssen durch Abbrechen der Fadenspitze ihren differenten Kapselinhalt entleeren können; da man die Fäden von verschiedener Breite antrifft und an denjenigen mit verschwindend kleinem Lumen durch Farbstoffe oder Ueber-

osmiumsäure die Flüssigkeit nicht mehr nachweisen kann, die vorher im Kapselraum eingeschlossen war. Ist der Faden breit mit deutlichem Lumen, so gelingt die Farbenreaction wenigstens am Inhalt des Fadens.

Die Entwicklung der Nesselorgane zeigt deutlich wie in lebenden Geweben elastische Kräfte ausgebildet werden, um zeitweise compensirt, im geeigneten Moment verwerthet zu werden. Die Kapsel der Nesselzelle verkleinert sich mit zunehmender Ausbildung der Fadenapparate, wird glänzender; aber so lange der nöthige Muskeldruck nicht hinzukommt, hält die in der Kapsel eingeschlossene Flüssigkeit der elastischen Kapselwand das Gleichgewicht. Man darf wohl annehmen, dass zur Zeit wenn die Kapselwand durch Verdichtung ihrer Substanz ihre grösste Elasticität erreicht hat, der Druck der im Kapselraum eingeschlossenen Flüssigkeit durch chemische Umwandlung zunehme und die Wand der Kapsel über ihre Ruhelage hinaus wieder dehne; da sonst das Entstehen der elastischen Spannung dieser Membran nicht verständlich wäre. Somit glaube ich, dass zuerst die Wandung verdichtet werde und das Maximum der Verdichtung erreiche, um dann durch den Druck der eingeschlossenen Flüssigkeit elastisch gedehnt zu werden. Die elastische Kraft kommt aber zur Geltung, sobald ein äusserer Druck sich mit ihr summirt, so dass die lebendige Kraft des Protoplasma der Nesselzelle nur gering zu sein braucht, um den Anstoss zur Entladung zu geben; die Austreibung besorgt dann die Elasticität der Kapselwand. Dies ist eine Erscheinung, die beispielsweise auch am Thoraxscelet der Wirbelthiere gefunden wird; eine Aufspeicherung „todter“ physicalischer Kräfte während der Entwicklung lebender Organismen.

Die gesetzmässig wiederkehrende Aufrollung des eingestülpten Fadens wäre wohl von Seiten eines Mechanikers einer eingehenden Untersuchung werth; da sicherlich die Art der Aufwickelung keine der denkbar schlechtesten Lösungen des Problems darstellen wird, den Faden schnell und mit Ueberwindung des geringsten Widerstandes umzustülpen und aus der Kapsel hervorzuschnellen. Ueberhaupt muss die Einrichtung des Nesselapparates mit dem langen und trotz seiner Feinheit umgestülpten Faden als ein Meisterwerk mechanischer Kunstleistung erscheinen, das in seiner Kleinheit nachzuahmen einer Menschenhand nie gelingen wird, dessen Con-

struction jedoch für ähnliche Aufgaben vielleicht als Modell wird dienen können.

Die ausser den Drüsenmuskelzellen, den Nesselzellen, dem intermediären Lager undifferenzirter Zellen und ihrer Abkömmlinge im Ectoderm weiterhin vorkommenden Zellen sollen mit gleichartigen des Entoderm in einem besonderen Abschnitt über das Nervensystem der Hydren beschrieben werden.

Bevor wir jedoch zu einer anderen Leibesschicht uns wenden können, muss neben dem Mund- und Magentheil, auf die sich die vorangehende Darstellung bezieht, das Ectoderm der Fussscheibe und der Tentakel gesondert berücksichtigt werden; da beide Regionen in wesentlichen Punkten von dem eigentlichen Rumpftheil verschieden sind.

An der Fussscheibe sind ausschliesslich langcylindrische Drüsenzellen mit ausgefranzten Basen und reihenartig der Länge nach geordneten glänzenden Körnchen, wie sie in den Drüsenmuskelzellen in einfacher zur Oberfläche parallel gestellter Schicht sich finden. Diese Körnchen sind das Secretionsmaterial der Zellen, das am Leibe zur Cuticula erhärtet und am Fuss die glasartige Substanz liefert, welche das Festhaften der Polypen ermöglicht, und die oft genug als continuirliche Schicht von den Fussdrüsenzellen abgehoben werden kann. Wie in anderen Drüsenzellen ist das Secretionsmaterial in den ectodermalen Zellen des Polypenfusses nicht zu allen Zeiten gleich mächtig vorhanden; an wachsenden Knospen kann man sogar die Vermehrung der Granula, die von aussen nach innen zu vorschreitet, verfolgen.

Vergleichen kann man die verschiedenartige Beschaffenheit und Functionirung der Drüsenmuskelzellen (und zwar ist hier der Drüsenantheil ausschliesslich gemeint) und der Zellen der Fussscheibe mit analogen Vorkommnissen in der Hypodermis vieler Würmer. Wie bei Lumbricus die Zellen der Hypodermis an den meisten Körperstellen ein erstarrendes Material liefern — die Cuticula — und am Liebesgürtel die zuerst weiche, späterhin zur Coconhülle erstarrende Masse, so scheiden auch die Drüsenmuskelzellen im Ectoderm eine Cuticula ab; die Fussdrüsenzellen dagegen produciren ein weichklebriges Secret.

Nesselkapseln finden sich nicht an der Fussscheibe, doch sieht man zuweilen jene in Bläschen eingeschlossenen krümligen

Massen, die auch am Magentheil vorkommen und als rudimentäre Nesselorgane gedeutet werden können.

Die intermediären Zellen fehlen an der Fussscheibe.

Selbstverständlich ist die Epithelschicht wegen der Durchbohrung der Fussscheibe in der Mitte unterbrochen, wie dies Leydig bereits abgebildet hat.

Die Tentakel sind wesentlich durch die Häufung der Nesselzellen und durch das Fehlen von intermediären Zellen im Aufbau ihres Ectoderm von den übrigen Leibesregionen verschieden. Es verdient nochmals betont zu werden, dass selbst an Knospen keine Bildungsstadien von Nesselzellen, sondern nur fertige entladungsfähige Elemente vorgefunden werden.

Auch der Schwanztheil von Hydra fusca weicht in seiner Structur vom Magentheil gewaltig ab. Das Ectoderm ist bedeutend niedriger. An der Grenze gegen den Magentheil, die eine scharfe unvermittelte ist, kommen noch einige intermediäre Zellen vor; weiter abwärts fehlen sie gänzlich. Nesselzellen sind nur ganz spärlich verstreut zwischen den Drüsenmuskelzellen; ihre Bildungsstadien habe ich am Schwanztheil der Hydra fusca nicht auffinden können, wenn sie auch am Magentheil zahlreich vorhanden waren.

Die Stützlamelle

trennt das Ectoderm von dem Entoderm, ist an Mund- und Fussscheibe durchbohrt und an den verschiedenen Körperregionen nicht gleichmässig stark entwickelt. Bei Hydra grisea und Hydra viridis ist sie am Fusstheil verdickt; bei Hydra fusca zeigt sie die grösste Dimension im unteren Magentheil dicht am Uebergang in den Fuss, um an diesem selbst wieder dünner zu werden. Die Stützlamelle ist bei allen drei Arten an den Tentakeln am zartesten. In Hämatoxylin färbt sich die Lamelle tief blau und weit eher als die Kerne in den anliegenden Zellen. Zellen sind in ihr selbst nicht nachzuweisen; sie wird von den feinen Fortsätzen an den Basen der ecto- und entodermalen Muskelzellen durchbohrt, so dass wir auch heute[1]) noch nicht mit Sicherheit angeben können, welche Zellen für die Entstehung dieser Leibesschicht verantwortlich zu machen sind.

Am leichtesten kann man die Stützlamelle durch eintägige Maceration in Müller'scher Flüssigkeit darstellen, indem der

1) Vergl. Kölliker: Icones histiologicae II. Abth.; Leipzig 1886, p. 100.

Polyp sich nicht so stark als in verdünnten Säuren contrahirt, und die Lamelle selbst nicht der Beobachtung sich entzieht wie in verdünnter Essigsäure. An einer durch vorsichtige Behandlung mit dem Pinsel isolirten Stützlamelle zeigen sich die Grenzen, an Leib und Tentakel gradlinig, über die Fussscheibe aber ziehen quere parallel gestellte Furchen, in denen die ectodermalen Drüsenzellen der Fussscheibe befestigt waren. Dieses Verhältniss ist an Schnitten ebenfalls nachzuweisen, die auch die durchbohrenden Fasern der Entoderm- und Ectodermzellen erkennen lassen.

Das Entoderm.

Bei der Schilderung des Entoderm kann man nicht gut denselben Weg gehen, wie bei der Darstellung des Baues im Ectoderm, da die innere Leibesschicht bei den drei Arten nicht etwa nur in den Grössenverhältnissen sondern namentlich durch die Einlagerungen der Zellen durchaus verschieden ist. Bei allen drei Arten kommen im Entoderm der Tentakel nur eine einzige Art von Drüsenzellen vor; im Magentheil deren zwei und im Fusstheile wieder vorwiegend diejenige Art, welche ausschliesslich in den Armen gefunden wird. Beide Zellenarten sind bewimpert. Ausser den Drüsenzellen kann man an Isolationspräparaten und auf Schnitten Zellen nachweisen, deren nervöse Natur wohl anzunehmen, aber erst durch fortgesetzte Untersuchungen sicher zu stellen ist. Tödtet man die Hydren ohne jede weitere Vorsichtsmassregel mit erhärtenden Reagentien, so legt sich das Entoderm in Falten. Ueberrascht man aber den Polypen im gestreckten Zustande mit dem Erhärtungsmittel (absol. Alcohol, Osmiumsäure etc.), lässt dies nur etwa $1/2$ Minute wirken und härtet mit verdünntem Alkohol weiter, der erst allmählich durch stärkere Concentrationen ersetzt wird, so ist das Entoderm glatt einschichtig. Auch im contrahirten Zustande folgt die Stützlamelle den Faltungen nicht.

Kehrt man bei Hydra grisea ein Stückchen lebendes Entoderm nach aufwärts auf den Objectträger, so fällt eine fast regelmässige schachbrettartige Zeichnung auf; zwischen den gefärbten grossen vieleckig begrenzten Feldern liegen kleinere kreisförmige, helle mit glänzenden Körnchen gefüllte. In den Tentakeln, die man, sobald der Polyp einige Zeit unter dem Deckglas gelegen auch lebend eingehend studiren kann, kommt nur die mit gefüllten Partikeln durchsetzte Zellenart vor. Die Grenzen der Entoderm-

zellen und der Drüsenmuskelzellen des Ectoderm kreuzen sich, eine Anordnung, die wie bei vielen natürlichen und künstlichen Geweben zur Erhöhung der Festigkeit beiträgt.

Alle Entodermzellen wimpern; die Cilien der grösseren gefärbten Zellen sind länger als die der farblosen. Oft sieht man die Wimpern an lebenden Objecten zu einem Büschel vereint; in den meisten Fällen dagegen, bei der Betrachtung in Wasser und an isolirten oder gehärteten Präparaten, zwei Fäden von nicht übereinstimmender Länge. Das Schlagen der im Leben isolirten Cilien auf den breiten Entodermzellen ist ein peitschenförmiges; die beiden Fäden sind unabhängig von einander, oft ruht der eine, während der andere sich bewegt, oder beide schlagen gleichzeitig, aber nach entgegengesetzten Richtungen. Der feinere Bau der Cilien ist derselbe, wie er von andern Wimpern bekannt ist: elastische Fäden mit bewegendem, scheinbar homogenem Protoplasma. Das Protoplasma der Zellen erscheint für die uns zugänglichen Vergrösserungen feinkörnig. Wenn man lebendes Entoderm in Wasser beobachtet, so schlagen die Cilien wohl zehn Minuten lang fort, dann aber kriechen aus den Zellen helle, homogene, amoeboid bewegliche Protoplasmamassen hervor, die alsbald zur Ruhe kommen. Mit dem erfolgenden Tode hört jede weitere Bewegung auf. Man könnte glauben, der freilich öfter fehlende helle Raum im Inneren der Zelle sei von dem hellen Protoplasma angefüllt, das schliesslich zur Zelle hervorkriecht; doch ist das helle Protoplasma wie bei einer Amoebe, oder wie ich es neulich noch von den reifen Samenkörpern der Ascaris megalocephala beschrieben habe, im Ruhezustande mit dem körnig erscheinenden, in anderen Fällen netzartig angeordneten Theile gemischt; der helle Raum im Inneren der Entodermzellen ist eine Vacuole.

Die grösseren Zellen haben in Bläschen eingeschlossene gelblich oder braun gefärbte Krümel, Kugeln und Krystalle. Bei vielen, nicht bei allen Thieren finden sich grössere blasse Kugeln, die im Protoplasma gelagert sind, in erhärtenden Flüssigkeiten körnig erscheinen und begierig Farbstoffe in sich aufnehmen. Wo diese Kugeln in alten Thieren gefunden werden, zeigen sie sich auch schon bei den jüngsten Stadien der anhaftenden Knospen im Entoderm.

Die zweite Art von Zellen kommt in verschiedenen Zuständen vor; das eine Mal prall mit kleinen glänzenden Granula gefüllt,

die sich in Haematoxylin tiefblau färben; das andere Mal frei davon mit wabenartig durchbrochenem Protoplasma. An einem umgekehrten Polypen kann man sich über die Topographie dieser Zellen leicht orientiren. Im Hypostom sind sie am zahlreichsten; sie nehmen im Magentheil an Häufigkeit ab, und kommen im Fuss nur noch vereinzelt vor.

Weiteren Aufschluss über die Form der einzelnen Zellen erhält man an Isolationspräparaten und an feinen Schnitten.

Die grösseren Zellen mit farbigen Einlagerungen haben nämlich, wie Jickeli dies entdeckte, an ihrer Basis genau dieselben Muskelfasern in ihrem Protoplasma eingelagert, wie dies oben von den Ectodermzellen beschrieben wurde. Während aber die Ectoderm-Muskelfasern der Länge nach geordnet sind, umziehen die entodermalen Muskeln den Leib in querer Richtung. Auf Querschnitten erscheinen die ectodermalen Muskeln als glänzende Punktreihen; an Längsschnitten treten in derselben Weise die entodermalen Muskelfasern hervor. Die basalen Enden der von nun an entodermale Muskelzellen zu nennenden Bestandtheile des Entoderm haben dieselben nagelartigen Fortsätze, mit denen sie wie die ectodermalen Muskelzellen in der Stützlamelle befestigt sind. Da verdünnte Essigsäure die Stützlamelle zum Schwinden bringt, so treten bei Maceration eines Polypen in diesem Reagens die perforirenden Fortsätze am deutlichsten hervor.

Die zweite Art von Zellen ist oben bauchig aufgetrieben; ihr Fuss zu einem dünnen Faden ausgezogen.

Von den übrigen Elementen des Entoderm soll gelegentlich der Betrachtung des Nervensystems berichtet werden.

Einer Deutung der einzelnen Zellenelemente im Entoderm muss ich mich enthalten; da ich weder chemische Untersuchungen bis jetzt angestellt habe, noch genau durch Versuche bestimmten cyclischen Veränderungen in den Zellen nachgegangen bin.

Die entodermalen Zellen haben offenbar recht complicirte Verrichtungen; eine sichere Kenntniss von der secretorischen oder excretorischen Bedeutung der einzelnen Zellen kann aber nicht ohne eigens darauf gerichtete physiologisch-chemische Experimente erlangt werden. Diese anzustellen lag nicht im Plan der vorliegenden Abhandlung, bei der eine genaue Kenntniss von den Formen der verschiedenen Zellen ausschliesslich erforderlich war, um bei

den im II. Theil zu beschreibenden Versuchen die feineren Veränderungen verfolgen zu können.

Das Entoderm von Hydra fusca ist im Grossen und Ganzen dem von Hydra grisea ähnlich; es unterscheidet sich wesentlich durch die tiefere Färbung der Einlagerungen in den Muskelzellen, wie denn überhaupt die Farbe unserer Süsswasserpolypen ausschliesslich durch die in den Entodermzellen enthaltenen gefärbten Theile hervorgerufen wird. Das Ectoderm ist farblos und durchsichtig.

Durchaus verschieden von dem Bau der beiden vorhergehenden Species verhält sich das Entoderm bei Hydra viridis. Die Zellen sind zwar bewimpert, entbehren auch nicht der Muskelfasern an der Basis und brauner in Bläschen eingeschlossener Concremente, dazu kommt aber in den grossen Entodermzellen eine so grosse Zahl grüner Algen, dass das Protoplasma der Zellen ganz davon durchsetzt erscheint. Die Vacuole im Innern der Zellen bleibt frei davon.

Im frischen Zustande unterscheidet man an den Algen der Hydra viridis neben dem Protoplasma eine äussere Hülle und einen gebogenen Chlorophyllkörper, im optischen Längsschnitt wurstförmig mit einseitigem Spalt und von grüner Farbe. Der Chlorophyllkörper liegt im Zellprotoplasma, dessen centrale Parthie hell erscheint und lebend mehrere glänzende Körperchen aufweist. Den Spalt im Chlorophyllkörper kann man nur bei günstiger Lagerung der Alge erkennen; da der Körper selbst von napfförmiger Gestalt ist und sowohl die continuirliche Basis als die Oeffnung dem Beobachter zuwenden kann. Am lebenden Object kann die Natur der glänzenden Körnchen in der centralen Parthie des Protoplasma nicht erkannt werden. Ebenso ist es bei der Kleinheit des Objectes schwierig, das Pyrenoid, den färbbaren Kern des Chlorophyllkörpers, und das Protoplasma auseinanderzuhalten, wie Schmitz dies für andere Algen gethan hat.

Die Vermehrung geschieht durch Viertheilung; zuerst erfolgt eine Zweitheilung und senkrecht auf die primäre Theilungsebene ist die zweite gestellt; erst dann weichen die vier Theilstücke auseinander.

Hat man mittels absoluten Alkohols die Chlorophyllkörper entfärbt, so erkennt man nach Zusatz von Hämatoxylin ein kleines Körperchen, das man entweder für den ganzen Kern oder das Kernkörperchen ansprechen muss.

Auf welche Weise und zu welcher Zeit die Algen aus den entodermalen Muskelzellen in das Ei einwandern, ist oben schon beschrieben worden. Das Vorkommen der grünen Algen in den Entodermmuskelzellen der Hydra viridis ist eine Symbiose [1]), und im Zusammenhang damit scheint die geringere Zahl der kleineren Drüsenzellen zu stehen, die im Vergleich zu den beiden anderen Hydraarten im Entoderm der grünen Wasserpolypen sich findet. Kehrt man einen grünen Polypen um, so hat man Mühe sich von dem Vorkommen dieser kleineren farblosen mit hellen glänzenden Körnchen gefüllten Zellen zu überzeugen. Im Bau stimmt sonst diese zweite Zellenart mit der von Hydra grisea und Hydra fusca überein. Hydra viridis lebt zwar auch von kleinen Crustaceen; doch ist sie bei Weitem nicht so gefrässig als die beiden anderen Arten, so dass die Vermuthung jene zweite Zellenart möchte aus ihren kleinen glänzenden Granula ein verdauendes Secret liefern nicht ganz unberechtigt sein wird. Dafür spricht die Symbiose mit den Algen und die geringe Entwicklung dieser Zellen bei Hydra viridis.

Was die Kerne der Entodermzellen anlangt, so sind die der Muskelzellen die grössten; dann folgen die der zweiten Art von Zellen mit den eingelagerten glänzenden Granula. Am kleinsten sind die Kerne der verästigten Zellen und die der als Sinneszellen zu deutenden, von denen aber erst weiter unten berichtet wird.

Pfitzner [2]) hat an den Muskelzellen des Entoderm von Hydra grisea Mitosen nachgewiesen. Man sieht aber auch, wie im Ectoderm Zellen mit zwei Kernen und alle Uebergangsformen vom eben eingeschnürten Kerne an. Es muss also im Entoderm ganz sicher neben der Mitose noch eine directe Kerntheilung [3])

---

1) Ueber die Symbiose von Algen und Thieren vergleiche man K. Brandt (Morphologische und Physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren, in: Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, Bd. IV), dessen Arbeit ein Literaturverzeichniss beigegeben ist; sowie Geza Entz (Das Consortialverhältniss von Algen und Thieren, in: Biolog. Centralblatt Bd. II, p. 451), der in kurzgefasster Darstellung eine historische Uebersicht der diesbezüglichen Erfahrungen und Ansichten giebt; ebenso O. Hertwig (Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Thierreich, Jena 1883).

2) Dieses Archiv, Bd. 22.

3) Dass nach einer directen Kerntheilung die Zellen noch recht lange am Leben bleiben, zeigt die Untersuchung von Tradescantia virginica, wo in

vorkommen; da die Grösse der Zellen unverändert, und also eine Verschmelzung ausgeschlossen ist. Ueber die Bedeutung der auf directe Theilung hinweisenden Bilder im Ectoderm müssen erst weitere Untersuchungen angestellt werden, da hier eine Verschmelzung von Zellen und Kernen nicht a priori von der Hand zu weisen ist.

Das Nervensystem der Süsswasserpolypen.

Seit den Untersuchungen Kleinenberg's über die Süsswasserpolypen haben eine ganze Reihe von Autoren in der „Neuromuskelzelle" einen Apparat gefunden zu haben geglaubt, der in primitiver Weise eine Vereinigung von Centralorgan und Endapparat darstelle. Die Entdeckung eines solchen Elements würde unsere theoretischen Vorstellungen von den specifischen Energien, die in der Zusammengehörigkeit bestimmter nervöser Centren mit ebenso bestimmt histologisch differenzirten Endapparaten anatomisch bedingt sind, an einem Beispiele unwiderlegbar erhärtet, und ebenso die räumliche Sonderung der Theile bei höheren Thieren als zum Zweck einer besseren Funktionirung der einzelnen Apparate begreiflich gemacht haben. Doch zeigte sich die Unhaltbarkeit der von Kleinenberg gezogenen Schlussfolgerungen durch die weiteren Untersuchungen [1], in deren Verlauf speciell an Hydra Jickeli neben der „Neuromuskelzelle" noch als Ganglien ge-

---

den noch unterirdischen Blattanlagen maulbeerförmige Kerntheilung schon vorkommt, während das hervorspriessende Blatt doch den ganzen Sommer weiter lebt. Eine nachfolgende Zelltheilung kommt freilich auch an diesem Object nicht vor, da alle Zellen blos durch Wachsthum die Blattfläche vergrössern.

1) Huxley Th., A manual of the anatomy of invertebreted animals 1877. Huxley stützt seine Antikritik der Kleinenberg'schen Argumentation auf das ausschliessliche Vorkommen von Längsmuskeln bei Hydra. Jickeli hat nun späterhin auch bei dem Genus Hydra Quermuskeln entdeckt, so dass der hervorragende englische Naturförscher zwar zuerst die Auffassung Kleinenberg's bekämpft, die Beweisstücke gegen dieselbe aber erst später geliefert worden sind. Eimer, Zoologische Untersuchungen auf Capri. Leipzig 1873. O. u. R. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen 1878, die Actinien 1879, Ctenophoren 1880. Jickeli C. F., Der Bau der Hydroidpolypen. Morphol. Jahrbuch VIII. Bd. (siehe dort p. 411 das Literaturverzeichniss).

deutete Elemente im Ectoderm auffand. Die Beschreibung Jickeli's finde ich zutreffend, wenn auch nicht erschöpfend; da dieselben Zellen auch im Entoderm vorkommen. Seiner Deutung möchte ich nicht unbedingt beipflichten; indem selbst die Form und Beschaffenheit der von Jickeli entdeckten Elemente nicht für die Diagnose „Ganglienzelle“ bestimmend sind, und wir von der Function dieser Theile bisher noch keinen Aufschluss durch das Experiment gewinnen konnten. Schliesslich finden sich unter den isolirten Gewebetheilen der Hydren Zellen, die ihrem Bau und ihrer Grösse nach eher als Ganglienzellen imponiren, als die Jickeli'schen. Die Sinneszellen des Ectoderm und Entoderm werden in Isolationspräparaten gelegentlich mit den grossen „Ganglienzellen“ in Zusammenhang gesehen. Jedenfalls ist in dem hier vorliegenden Falle die Entscheidung über die Natur der Jickeli'schen Zellen noch besonders dadurch erschwert, als bisher für die Stützlamelle noch keine zugehörigen Zellen namhaft gemacht worden sind, und die in Frage kommenden von Jickeli entdeckten Elemente, wie es mir scheinen will, wegen der Starrheit ihrer Fortsätze weit eher auf die Bezeichnung Bindegewebszellen als auf Nervenzellen Anspruch erheben können.

Es scheint demgemäss geboten, vor der Hand einer Deutung dieser Elemente sich zu enthalten und die von Jickeli gegebene Anregung durch weitere Untersuchungen zu einer definitiven Entscheidung zu führen.

Die Jickeli'schen Zellen finden sich wie gesagt im Ectoderm und im Entoderm. Durch die schon oben angegebenen Isolationsmethoden können sie leicht zur Anschauung gebracht werden. — Um einen relativ grossen Kern ist ein scheinbar homogenes Protoplasma in Form eines kleinen Ringes gelagert, von dem sich mehrere verschieden gestaltete, verästigte, in den Contouren aber scharf begrenzte Fortsätze aus erstrecken. Von der Lagerung und den Beziehungen dieser Zellen untereinander und mit anderen Gewebstheilen geben Flächenbilder der Tentakel am besten Aufschluss. Ich glaube die nachstehend beschriebene Methode als die vorläufig geeigneteste empfehlen zu dürfen.

Man schneide einer Hydra fusca den Fuss ab und lege sie, vor Druck durch ein Paar Wurzeln von Wasserlinsen geschützt, in gewöhnlichem Wasser unter ein Deckglas. Nach einer Stunde ist der Polyp ausgestreckt und so wenig mehr beweglich, dass

man an den noch lebenden durchsichtigen Geweben mit den stärksten Immersionen bequem untersuchen kann. Zur Conservirung des Präparates saugt man in schnellem Strome einen Tropfen stark verdünnter Flemming'scher Mischung, einige Tropfen reinen Wassers und darauf ein bis zwei Tropfen 80% Alkohol durch; färbt leicht mit Flemming's Hämatoxylin, wäscht mit Wasser aus und verdrängt dieses allmählich durch Glycerin. Die ganze Procedur nimmt man ohne Verrückung des Deckglases vor.

Derartig hergerichtete Präparate zeigen die Jickeli'schen Zellen oberhalb der Muskelfasern der Fläche nach ausgebreitet und vorzugsweise an den Grenzen der Muskelzellen gelagert im Ectoderm der Tentakel. Die Fortsätze der Zellen anastomosiren nicht untereinander. Bei der Schwierigkeit einer derartigen Untersuchung muss ich mich jeder Angabe über etwaige Verbindungen mit Muskelzellen oder Nesselzellen enthalten.

Auf Flächenbildern und Schnitten ist der Nachweis dieser Zellen in der Continuität an anderen Körperstellen sowohl im Entoderm als im Ectoderm mir nicht gelungen; dagegen habe ich vielfach ihr Vorhandensein durch Isoliren der Elemente einer bestimmten Körperregion mit voller Sicherheit nachweisen können.

Wollte man ohne Weiteres aus diesem Befund auf die bindegewebige Natur der Jickeli'schen Zellen schliessen und ihnen die Rolle der Bildung von Substanz der Stützlamelle zuschreiben, so müsste die Lagerung der Zellen, zwar tief unter der Oberfläche des Ectoderm aber immerhin oberhalb der muskulösen Fasern, einige Bedenken wachrufen. Man sollte vermuthen die Zellen müssten, falls sie die Stützlamelle producirt hätten in oder mindestens auf ihr gelegen sein. Freilich könnten diese Bedenken wegen der eigenartigen Verquickung der Zellen im Ectoderm der Hydren nicht schwerwiegende sein.

Was die andere Art von Zellen anlangt, die bei dem Bedürfniss eines Nachweises nervöser Elemente in Frage kommen könnten, so glaube ich, dass man ihnen nach Form und Struktur eher als den Jickeli'schen Zellen diese Bedeutung wird zuschreiben können. Bis jetzt gelang mir der Nachweis dieser Zellen nur an Isolationspräparaten. Mit jungen Eiern haben sie nichts zu thun, da sie zu allen Jahreszeiten sich finden. Ihre Topographie habe ich bis jetzt noch nicht studiren können.

Diese Zellen, denen wir vorläufig den Namen von verästigten Ganglienzellen beilegen wollen, haben einen grossen Kern, ein in feinen Netzen angeordnetes Protoplasma und fein längsgestreifte oder mit knötchenförmigen Anschwellungen besetzte Ausläufer in den Präparaten, die durch 20fach verdünnte Flemming'sche Lösung hergerichtet waren.

Soll ich diesen für die physiologische Deutung eines Nervensystems bei den Hydren gewiss unzureichenden Bericht abschliessen, so muss noch mit einigen Worten der Zellen gedacht werden, welche nach der Analogie als Sinneszellen[1]) gedeutet werden können, und die sich ebenfalls im Ectoderm und Entoderm vorfinden. An feinen Schnitten und an Isolationspräparaten beobachtet man nämlich Zellen mit einem mässig birnförmig aufgetriebenen Leib an der Stelle, wo der kleine Kern sich findet. Nach abwärts läuft die Zelle in einen zarten Fortsatz aus, der in Isolationspräparaten die seit Max Schultze bekannten spindelförmigen Varicositäten zeigt; aufwärts gerichtet ist ein wimperähnlicher Fortsatz, der aber weder im Ectoderm noch im Entoderm die Oberfläche überragt. Zuweilen fand sich eine Continuität des spindelförmig aufgetriebenen nach der Stützlamelle zu gerichteten Fortsatzes dieser Zellen mit dem grossen von mir aufgefundenen Ganglienzellen.

Eine Kritik der bisher vorliegenden Untersuchungen über ein Nervensystem der Süsswasserpolypen lässt somit, namentlich an der Hand der Analogie mit dem Verhalten anderer Coelenteraten, einen bestimmten anatomischen Nachweis nicht aussichtslos erscheinen.

An dieser Stelle möchte ich auch noch eine kurze Erläuterung der Fig. 117 anfügen. Das Präparat entstammt aus einem Längsschnitt des gehärteten Fusses von Hydra fusca und zeigt neben den Entodermmuskelzellen mit ihren Kernen und den Einlagerungen in Bläschen noch andere Zellen und Kerne die theils hoch, theils tiefer — der Stützlamelle genähert — im Schnitt zwischen den Entodermzellen erscheinen. Ich bin geneigt diese Elemente für Jickeli'sche und Sinneszellen zu halten, die im Schnitt getroffen wurden. Selbstverständlich ist eine solche Deutung nicht einwurfsfrei, da die Fortsätze an den Zellen nicht nachzuweisen sind.

---

1) Vergleiche hierzu namentlich: Hertwig, Die Actinien, Studien zur Blättertheorie Heft I. 1879, p. 37.

Es fehlen im Schnitt aber auch die Cilien der Entodermmuskelzellen, so dass bei der Schwierigkeit des Nachweises derartig feiner Fäserchen wie sie als Fortsätze an Sinneszellen bekannt sind, dies Fehlen nicht schwer in die Wagschale fallen dürfte. Die in der Figur abgebildeten Theile könnten aber auch wandernde Zellen sein, die sich zwischen die Entodermmuskelzellen eingeklemmt haben. Da aber in Isolationspräparaten des Entoderm zweifellos Jickeli'sche- und Sinneszellen gefunden werden, die Grösse der Kerne ebenfalls zutreffend ist, so wird die erste Deutung wohl die richtige sein.

Man hat mit Recht zur Veranschaulichung des Princips der Arbeitstheilung gern und oft Beispiele aus der Gruppe der Coelenteraten gewählt. Wie aber die äussere Form zum Zweck gewisser Leistungen an primär gleichartigen Theilen abgeändert wird, so folgen auch die einzelnen Gewebe demselben Gesetz. Dabei ertappen wir in den Geweben der Süsswasserpolypen Uebergangsformen, Häufung von Arbeitsleistung in ein und derselben Zelle, die späterhin getheilt an die einzelnen Theilproducte dieser Zellen übertragen wird. Die Drüsenmuskelzelle des Entoderm und des Ectoderm kommt bei höheren Thieren nicht mehr vor, der Darm führt späterhin eine gesonderte Epithel- und Muskelzellenlage; das Ectoderm scheidet sich in seine secretorischen und muskulösen Elemente, die als besondere Zellen und Gewebegruppen existiren. Wollte man aus dem einfachen Typus der Coelenteraten, speciell den Süsswasserpolypen eine höhere Thierform in der Idee ableiten, so könnten die Leibeshöhlen, Pleuroperitonealhöhle, als Spaltbildungen in der Stützlamelle gedeutet werden, so dass einwärts von dem Spalt der Darm und seine Musculatur, auswärts das Scelet mit seinen Weichtheilen gelagert wäre. Diese supponirte Spaltbildung ist nicht ohne alle Analogie; da in den Geweben der Bindesubstanzen die Gelenkhöhlen, die Schleimbeutel ebenfalls durch Spaltbildung entstehen und mit flachen Zellen ausgekleidet werden. Dass es Thierformen gibt, deren Leibeshöhlen nach Hertwig's Theorie als Coelom aufzufassen ist, soll hierdurch nicht geläugnet werden.

Wir konnten in der ersten dieser Mittheilungen nach den übereinstimmenden Erfahrungen von Schmitz, mir selbst und Gruber für einzellige Pflanzen und Protozoen den Satz aussprechen,

dass zur Reproduction dieser Wesen Theile von Protoplasma und Kern genügen.

Der Aufbau des Coelenteratenleibes aus den differenzirten Zellen des Entoderm und Ectoderm macht es wahrscheinlich, dass diese Voraussetzung nicht mehr zutreffen werde. Wir werden noch besser im zweiten experimentellen Theile dieser Abhandlung zeigen können, wie durch die definitive Arbeitstheilung in Form einer strengen Sonderung von Entoderm und Ectoderm zur Reproduction eines Ganzen nicht einmal mehr eine Entoderm und Ectodermzelle zusammengenommen oder Theile von ihnen genügen, sondern wie zur Ergänzung des Ganzen nunmehr schon indifferente Zellen erforderlich sind, die unter Umständen auch zu Geschlechtsproducten sich heranbilden; im Thierreich also nach einmal begonnener Differenzirung dasselbe Gesetz zutrifft, welches Vöchting für die mehrzelligen und geweblich differenzirten Pflanzen nachgewiesen hat.

II. Experimentelles.

Von der Regenerationsfähigkeit und Wundheilung zerschnittener Polypen.

Seit den classischen Untersuchungen Trembley's hat man nicht aufgehört, die Versuche über die Regeneration zerstückelter und umgekehrter Polypen zu wiederholen. Nicht alle Angaben Trembley's konnten bestätigt werden. Namentlich in Betreff der Umstülpung glaubte man bis auf den heutigen Tag mit ziemlicher Gewissheit annehmen zu können, dass dieser Versuch im Sinne Trembley's ein reines Ding der Unmöglichkeit sei. Man merkt aber zu deutlich, wie gross die Verehrung vor diesem ausgezeichneten Beobachter sei, indem Viele an der persönlichen Kunstfertigkeit zweifeln, Andere geradezu nur mit Widerstreben von ihren eignen oft wiederholten abweichenden Beobachtungen Mittheilung machen.

Was die Zerschneidung der Polypen anlangt, so habe ich zur vereinfachenden Demonstration der von irgend einer Schnittrichtung unabhängigen Regenerationsfähigkeit Ringe aus der Leibeshöhle herausgeschnitten und diese wieder in quadratische Stücke zerlegt. Aus einem mittleren Ring kann man von grossen Exemplaren bequem 3 bis 4 Stücke erhalten, die sich alle zu normalen Polypen regeneriren.

Trembley hat Polypen der Quere nach getheilt. Von dem unteren armlosen Stück gibt er an, dass sich die vordere Oeffnung schliesse und dass je nach der Temperatur, oft schon in zwei Tagen in der kalten Jahreszeit kaum in 2 Wochen, das Thier wieder neue bewegungsfähige Arme habe und mit dem neugebildeten Mund Nahrung aufnehmen könne, pag. 233: „Elles ont toutes les propriétés connus dans ces Animaux.“

Durch successive Theilung wieder herangewachsener Theilstücke (in mehr als vier hat Trembley die Polypen nie zerlegt) wurden in einem Versuche aus einem Ausgangsexemplar fünfzig neue gezüchtet.

Zwei Jahre lang wurden die aus Theilstücken wieder gebildeten Polypen beobachtet: es zeigte sich durchaus keine Abweichung von normalen Thieren.

Bei der Längstheilung beobachtete Trembley ein Einrollen der Theilstücke, auf das wir weiter unten näher zurückkommen werden.

Den Vorgang der Wundheilung und die Art und Dauer der Regeneration verloren gegangener Theile hat Trembley meisterhaft beschrieben, soweit die zu seiner Zeit disponiblen Hülfsmittel zur Anstellung von Beobachtungen genügten.

Die Wundheilung erfolgt mit geradezu erstaunlicher Schnelligkeit bei den Polypen, da nach Trembley's Angaben (pag. 243) die Ränder der Theile eines der Länge nach halbirten Polypen binnen einer Stunde[1]) verwuchsen, und jedes der neugebildeten Thiere drei Stunden nach der Operation wieder fressen konnte.

Von kleinen Stücken, sobald sie wieder zu Polypen auswachsen, nimmt Trembley an, sie seien durch Aufblähung und Trennung ihrer beiden Membranen zuerst zu einer kleinen Kugel und dann zu einer Walze umgestaltet worden; da es ihm nicht glückte die Verwachsung der Wundränder direct zu beobachten. Natürlich musste dann die innere Membran zur äusseren werden und in dem durch Dehiscenz gebildeten Säckchen eine neue innere Membran

---

1) Man wird den Vorgang der Wundheilung bei diesen Thieren so auffassen müssen, wie es H. Peters für die Epithelien der Cornea des Frosches nachgewiesen hat. Die Zellen werden amoboid und fliessen mit ihren Leibern eine Zeit lang zusammen, um sich später wieder in normale Zellenterritorien zu gliedern.

entstehen, pag. 252: „Il est aisé de comprendre, qu'un côté de la superficie d'un morceau de peau de Polype, est une partie de la superficie intérieure de la peau du Polype, des parois de son estomac. Lors donc que ce morceau de peau ne se forme point en tuiau, mais qu'il se renfle simplement pour devenir un Polype, ce côté de la superficie, qui étoit, avant la section, une partie de la superficie intérieure de la peau du Polype entier, devient une partie de la superficie extérieure de la peau du nouveau Polype."

Es wird sich wohl verlohnen bei dieser Schlussfolgerung Trembley's für einen Augenblick zu verweilen und ihre Gründe und Consequenzen aufzudecken.

Bedingt ist offenbar der an diese Beobachtungen angeknüpfte Ideengang Trembley's durch die Kleinheit des Objects und die mangelhaften optischen Hilfsmittel, deren er sich bediente und bedienen konnte. Bei grösseren Stücken zerschnittener Polypen hatte Trembley deutlich das Aneinanderlegen der Schnittränder gesehen; bei kleineren Stücken hatte er die Verwachsung nicht beobachtet und konnte es auch nicht gut glauben, dass ein so kleines Stückchen sich derartig umschlagen würde, dass seine Schnittränder sich vereinigten. Er nahm desshalb an, die beiden Membranen, aus denen selbst die kleinsten Stücke bestehen mussten, seien von einander gewichen. Aus dieser hypothetischen Annahme ergab sich dann mit Nothwendigkeit die Folgerung der Umwandlung von Entoderm in Ectoderm. Somit zeigt sich, dass die von Trembley auf seinen berühmten Umkehrungsversuch gegründete Annahme von der Möglichkeit der Verwandlung von Entoderm in Ectoderm und umgekehrt schon bei der einfachen Zertheilung von Polypen hätte gemacht werden können, wenn Trembley nicht selbst angäbe, dass die Umkehrungsversuche der Zeit nach vorangingen.

Die Vorstellung von der Aufblähung kleiner Stückchen ist somit erst secundär aus den Betrachtungen über die Erfolge der Umstülpung abgeleitet.

In der That wird aber die Wundheilung bei jeder Art der Zerstückelung und jeder Grösse des zum Versuch gewählten Leibesstückes von demselben Gesetz beherrscht, wie dies nunmehr an der Hand einiger Versuche wird nachgewiesen werden.

Die Versuche an isolirten Polypen wurden in flachen Glasdosen von 5 cm Durchmesser und 2 cm Tiefe angestellt. Das Wasser in

diesen Gefässen blieb durch aufgeschüttete Wasserlinsen (Lemna gibba und minor) frisch. Alle Gefässe enthielten neben dem gewöhnlichen Futter der Polypen — Daphnia, Cyclops — nur noch Infusorien und den zum Versuche gewählten Polypen oder die betreffenden Theile davon. Die Gefässe waren also vor den Versuchen jedesmal frei von Polypen, und es wurden nur das Versuchsthier oder seine Theile darin eingesetzt. Das verdunstete Wasser musste durch Zugiessen von destillirtem Wasser oder von Regenwasser ersetzt werden. In solchen kleinen Gefässen habe ich Polypen mehr als zwei Monate am Leben erhalten, und wegen der Kleinheit des Gefässes das zum Versuch dienende Object ohne Weiteres täglich mit dem Mikroskop (Zeiss A) beobachten können. Zur Sicherung der Gefässe vor Staub und den Sporen niederer Organismen wurde ein grosser viereckiger Glaskasten, dessen obere Oeffnung mit luftdurchgängiger Watte überzogen war, übergestülpt. Das Ganze war während der Sommermonate vor der Einwirkung des directen Sonnenlichtes zu schützen; da die kleinen Gefässe sonst so stark erwärmt wurden, dass die Versuchsobjecte zu Grunde gingen.

Versuch vom 4. Mai 1885. Regeneration halbirter Polypen.

Eine Hydra grisea wird der Quere nach halbirt; die Wundöffnungen schliessen sich; die hintere Hälfte treibt nach 3 Tagen eine Knospe; die vordere Hälfte heftet sich nach 4 Tagen wieder fest, dehnt sich aus und zieht sich zusammen ohne den gewählten Standort zu verlassen: der Fuss ist also neugebildet. An der hinteren Hälfte sind nach 5 Tagen die Tentakel noch nicht regenerirt; am 10. Tage, nachdem zwischendurch die Beobachtung ausgesetzt war, hatte sich die Knospe vom Mutterthier gelöst und an demselben, d. h. an der abgeschnittenen hinteren Hälfte des Versuchthieres, ein neuer Tentakelkranz gebildet.

Die Zertheilung eines Polypen schliesst also selbst vor der Regeneration die Knospenbildung nicht aus.

Versuch vom 13. Mai 1885. Regeneration kleiner Stücke der Leibessubstanz.

3 Uhr 30 Min. Eine Hydra grisea wird zweimal quer durchschnitten und der mittlere Ring dann in zwei Theile getheilt. Von diesen beiden Theilen wurde der eine mit dem Entoderm nach oben, der andere mit dem Entoderm nach unten in Wasser ver-

senkt. Nach 5 Minuten beginnen die Stücke sich zu Hohlrinnen umzuformen; bei beiden liegt das Ectoderm nach aussen; das Entoderm bildet also die innere Lamelle der Hohlrinne; über das Ectoderm laufen Querringe wie am unverletzten Thier; es haben sich somit die Muskeln in normaler Weise contrahirt. Um 5 Uhr 30 Minuten sind beide Theile vollständig geschlossen; aussen Ectoderm; innen Entoderm. Nach acht Tagen ist der neue Polyp fertig.

Von der Verschiedenheit des zeitlichen Auftretens der Tentakel an den Knospen, an halbirten Polypen und an ganz kleinen Stücken ist oben (pag. 269) schon gehandelt worden. Bei Hydra grisea erscheinen an den Knospen die Tentakel nahezu gleichzeitig; an halbirten Polypen treten nicht alle zugleich auf; an kleinen Stücken folgt ein Tentakel dem anderen in der Anlage, was wie schon angedeutet auf die Wachsthumsenergie der Theile bezogen werden muss.

Versuch vom 5. Mai 1884.

1,5 mm grosse Stücke aus der Leibesmitte einer Hydra grisea hatten am 13. Mai 1884, also nach 8 Tagen, fünf gleich lange Arme und waren mit dem hinteren Leibesende festgeheftet. (Vergl. pag. 269.)

Versuch vom 14. Mai 1885. (Temp.-Max. 13°,6 C.; Min. 2°,8 C.)
Regeneration der Länge nach getheilter Polypen.

Diese Versuche wurden in der Absicht angestellt, die Frage nach einer etwaigen Orientirung der Zellen zu lösen.

Einer Hydra grisea wird der Kopf mit den Armen und der Fuss abgeschnitten; das zwischenliegende Stück in fünf Längstheile zerlegt. Alle fünf Theile formen sich bald nach der Zerschneidung des Polypen zu langen Hohlrinnen um; das Ectoderm liegt aussen, das Entoderm innen. Dann folgt eine spiralige Drehung dieser Hohlrinnen. Am anderen Tage sind die einzelnen Theile zu Hohlkugeln umgebildet; in einigen derselben ist ein einfaches Lumen, in anderen die Höhlung von Gewebebalken durchsetzt, die aber am zweiten Tage nach der Operation geschwunden sind.

Aus allen fünf Stücken wurden normale Polypen gezüchtet. Wie man aber sieht, ist dieser Versuch nicht geeignet, die Frage nach der Orientirung der Zellen gegen die drei Axen des Raumes zu beantworten. Die Wundheilung an einer Spirale spricht schein-

bar direct gegen die Annahme. Die Frage ist aber doch eine offene, weil wir nicht wissen, ob nicht secundäre Verlagerungen vorkommen, worauf die Resorption der Scheidewände in den eben geschlossenen Blasen hinweist. Gelegentlich der künstlichen Theilung der Infusorien konnte bis zu einem gewissen Grade eine derartige Orientirung befriedigend nachgewiesen werden. Ob bei den Polypen vorn mit hinten, rechts mit links vertauscht werden könne, wird noch erst durch weitere Versuche festgestellt werden müssen. Vorläufig sind meine Bemühungen kopf- und fusslose Polypen mit zwei verschiedenen Nadeln zu befestigen fehlgeschlagen.

Aus den voranstehenden Versuchen folgt also mit Sicherheit nur soviel, dass bei der Regeneration zuerst, wie in der embryonalen Entwicklung der Polypen, eine geschlossene Blase sich bildet, an der je nach der Grösse verschieden schnell die Tentakel und der Fuss sich neubilden. Genau so wie bei den Embryonen entsteht dann durch Dehiscenz zwischen den Tentakeln die Mundöffnung. Ob an kleinen Stücken die frühere Orientirung der Zellen für das Auftreten von Kopf und Fuss localisirend wirkt, lässt sich vorläufig nicht entscheiden.

Directe Beobachtung hatte gezeigt, dass während der Geschlechtsreife der Polypen die Vermehrung durch Knospen nicht in allen Fällen sistirt, so dass man Hoden, Ovarien und Knospen an demselben Exemplare gelegentlich vorfindet.

Es schien daher nicht unwichtig, das Regenerationsvermögen der Polypen auch während der Fructificationsperiode zu prüfen. Ein entsprechender Versuch folgt hier:

Versuch vom 17. Juni 1885. (Temp. Max. 23°,5 C; Min. 13°,6 C.)

Eine Hydra viridis mit Hoden und Ovarium wird der Quere nach in drei Theile zerlegt. Das vordere Stück mit Hoden und den Tentakeln sowie das hintere mit dem Fuss werden gesondert in ein Gefäss mit Wasser und darauf schwimmenden Wasserlinsen gebracht. Der mittlere, das Ovarium tragende Theil wird sogleich zur histologischen Untersuchung benutzt. Die Beobachtung der beiden anderen Theilstücke dauerte bis zum 27. Juni fort, innerhalb welcher Zeit an dem Fusstheil die Regeneration abgelaufen war. Das hintere Stück stellte am 22. Juni einen langgestreckten geschlossenen Cylinder dar; am 23. Juni zeigte das Fussende dieses Cylinders eine Einschnürung; am 24. Juni waren am vor-

deren Pole des eingeschnürten Cylinders drei Tentakel gesprosst, am 25. Juni fünf Tentakel und am 27. Juni deren sechs.

Das Verhalten abgeschnittener Tentakel.

Von der Regeneration abgeschnittener Tentakel hat Trembley[1]) das Folgende berichtet.

„J'ai séparé des bras, et je les ai observés pour voir s'ils ne deviendront point des Polypes. L'expérience n'a pas réussi. Je ne voudrois cependant pas décider que le succés en fut impossible".

Während es somit Trembley nicht gelang, isolirte Arme von Polypen am Leben zu erhalten und zu ganzen Thieren wieder heranzuzüchten, war er bei dem Versuch, an den Tentakeln Theile ihrer Basis zu belassen, erfolgreicher: „des parties même de cercles, pareils à celui dont je viens de parler, des morceaux qui n'avoient que deux ou trois bras, sont devenus des Polypes parfaits".

Die Angaben Roesel's[2]) lauten positiver. Wenn man aber die Beschreibung der Versuche durchliest, fällt es auf, dass Roesel von dem Versuch zur Erhaltung eines Armes zu solchen, welche das Verhalten von zwei oder drei zusammenhängenden Armen betrafen, fortschreitet. Trembley ging den umgekehrten Weg. Da nun bei Roesel auch nicht alle abgeschnittenen Arme zu ganzen Polypen heranwuchsen[3]), so müssen sich in der Anstellung des Versuches Unterschiede gefunden haben, die zwar aus den Beschreibungen selbst nicht herauszulesen sind, mit einiger Wahrscheinlichkeit aber erschlossen werden können. Die Benutzung verschiedener Species kann es nicht gewesen sein; da Trembley den Zeichnungen gemäss an Hydra grisea vergeblich, und Roesel an derselben Art mit positivem Erfolg experimentirte. Man könnte vermuthen, die abgeschnittenen Tentakel seien bei Trembley durch Sepsis zu Grunde gegangen. Aber auch diese Annahme verliert an Wahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, dass alle übrigen Versuche Trembley's unter denselben äusseren Bedingungen angestellt worden sind. Ich würde nicht anstehen, mit Gewissheit die Vermuthung auszusprechen, Roesel habe nur Ten-

1) Mémoires etc. p. 235.

2) Insectenbelustigung p. 495.

3) Ibid. p. 495: „Diejenigen Arme, welche zu Polypen wurden, waren vom Morgen bis gegen Abend nicht nur unruhiger, als die übrigen, sondern veränderten auch immerzu ihre Gestalt —".

takel mit anhaftender Basis zu ganzen Polypen wieder heranzüchten können, wenn nicht vorher eine Notiz dieses hervorragenden Beobachters noch näher zu beleuchten wäre, die die Regeneration ganzer Polypen aus spontan abgesonderten peripheren Theilen eines Armes von Hydra fusca betrifft. Man erlaube mir, die betreffende Stelle Roesel's [1]) hierherzusetzen:

„Eine von diesen Vermehrungen geschahe durch die Arme, von welchen sich ein Theil absonderte, der innerhalb fünf Tagen wieder zu einem vollkommenen Polyp wurde. Ich habe solches zuerst an dem nämlichen Polyp, den ich auf der LXXXVI. Tabelle vorgestellet, an zwei Armen bemercket. Einer derselben war bei k, in einer Gegend wo er sonst ziemlich dünner zu sein pflegt, ungewöhnlich dick; der andere war fast in eben der Gegend, welche mit l bezeichnet ist, sehr aufgelauffen, aber mitten in diesem Ort hatte er einen Einschnitt, als ob er daselbst unterbunden wäre, und dadurch wurde ich bewogen auf diese beede Theile mit Fleiss Achtung zu geben. Von demjenigen Arm, der an seinem dicken Theil unterbunden zu sein schiene, sonderte sich in eben dieser Gegend der vordere Theil den folgenden Morgen ab, worauf er sich ziemlich kurz zusammen zog, und anfangs nur selten, hernach aber öffters, wieder in etwas verlängerte, aber auch allezeit nachgehends kürzer wurde, bis er endlich, wie die Fig. 8, 9, 10, Tab. LXXXV vorgestellte abgeschnittene Arme, die Gestalt eines vollkommenen aber etwas kleinen Polyps annahm. Ein gleiches geschahe auch mit dem Arm k; die beeden Arme aber des alten Polyps, von welchem sich diese vorderen Theile abgesondert hatten, verlängerten sich innerhalb drei Tagen wieder, so dass sie ihre vorige Dünne und Länge hatten, und man den erlittenen Abgang im geringsten nicht an ihnen merken konnte."

Zur weiteren Orientirung muss hinzugefügt werden, dass der fragliche Polyp zur Zeit der Beobachtung Roesel's nach der auf Tafel LXXXVI gegebenen Darstellung mit neun Tochterknospen und fünf Enkelknospen an der für Hydra fusca normalen Stelle,

---

1) Insectenbelustigung p. 523.

2) Derartige Verdickungen und Einschnürungen an den Tentakeln habe ich an einer conservirten und in Fig. 34 abgebildeten Hydra fusca auch gesehen. Die mikroskopische Untersuchung missglückte und konnte wie jedes Experiment wegen Mangel an Material nicht weiter durchgeführt werden.

der Grenze zwischen Magentheil und Fuss besetzt war. Die Fussscheibe „führet etliche zarte Fäserlein, die sich einigermassen mit den Fasern einer Zwiebel vergleichen lassen“ [1]). Dies kommt aber nur dann vor, wenn sich von dem Inhalt des Glases, worin der Polyp aufbewahrt wird, etwas an den Fuss festgehaftet hat, und ist kein organischer Bestandtheil des Polypen. Das Vorhandensein so zahlreicher Knospen und Verunreinigungen im Glase machen die Beobachtung unsicher, zumal von Roesel nicht angegeben ist, ob er den abgelösten Arm in ein besonderes Gefäss gebracht habe. Man darf also vermuthen der fragliche Arm sei an Ort und Stelle verblieben, wo er nach seiner Ablösung entdeckt wurde.

Berücksichtigt man die Art der Beschreibung, so vermisst man die bei Roesel gewohnte Zeitbestimmung. Die Ausdrücke „anfangs“ und „endlich“ stimmen nicht gut zu der Exactheit, mit der Roesel sonst seine Angaben über die Dauer der Regeneration macht. Da aber auf einen, wenige Seiten vorher beschriebenen Versuch verwiesen wird, so könnte man geneigt sein, die ungenaue Form des Berichts für eine Vermeidung von Wiederholungen zu halten. Das ist aber sonst Roesel's Art nicht. Man vergleiche zum Beispiel die Erzählung der Versuchsergebnisse gelegentlich der Abtrennung eines, zweier oder dreier Tentakel auf Seite 495 bis 498. Jedesmal ist genau die Zeit bezeichnet, wann ein neuer Arm erscheint u. s. f. Dies fehlt Alles bei der so wichtigen Beobachtung an dem Polypen der Tafel LXXXVI. Auch die auf Seite 518 gegebene Notiz von der Regeneration eines ganzen Polypen aus dem dritten Theile eines Armes gibt keinen Aufschluss, ob dieser Theil aus der Basis, der Spitze oder der Mitte des Tentakel genommen sei. Hier fehlen übrigens die Zeitangaben nicht.

Wegen dieser Beschaffenheit der Versuchsprotokolle kann man trotz der einem Beobachter wie Roesel gebührenden Rücksicht die Behauptung, es habe sich bei Hydra fusca aus einem peripheren Theil eines Armes ein neuer Polyp gebildet, nicht für streng wissenschaftlich erwiesen halten; wenn man auch nicht im Stande ist, wie nochmals hervorgehoben werden muss, aus diesen Versuchsprotocollen selbst das Gegentheil herauszufinden, die Unmöglichkeit des von Roesel behaupteten Factum darzuthun.

1) Insectenbelustigung p. 522.

In diesem Falle stehen sich nun nicht allein zwei so hervorragende Meister der Beobachtung des vorigen Jahrhunderts wie Trembley und Roesel einander gegenüber; die Neuzeit hat dieselben Gegensätze [1]) gefördert. Es ist deshalb nöthig hier die positiven Erfolge ebenso genau und noch kritischer zu studiren als die negativen. Der positive Erfolg hat ja stets den Vortheil einer controllirbaren Thatsache. Er muss aber auch, falls er wissenschaftlich überzeugend sein soll, so beschrieben sein, dass eine Wiederholung möglich ist. Da aber Roesel nur in dem einen Falle — der Polyp der LXXXVI. Tafel — eine controllirbare Beschreibung von der Beschaffenheit des regenerationsfähigen Polypenarmes gibt, diesen Versuch aber nicht unter den nöthigen Cautelen angestellt hat, — an demselben Polypen sassen noch vierzehn Knospen, von einer Isolirung des abgelösten Armes wird nicht berichtet, genaue Zeitangaben sind nicht gemacht —, in allen anderen Fällen die Möglichkeit aber nicht ausgeschlossen ist, dass den abgeschnittenen Tentakeln Stücke ihrer Basis anhafteten, so halte ich nach den Erfahrungen Trembley's, Meyer's [2]) und meinen eignen die Regenerationsfähigkeit abgeschnittener Tentakel durch Roesel's Versuche für nicht bewiesen.

Ganz anders verhält es sich mit den von Engelmann berichteten Thatsachen. Herr Professor Engelmann hatte die Güte mir brieflich mitzutheilen, dass bei seinen Versuchen, die Regenerationsfähigkeit abgeschnittener Tentakel zu prüfen, nur die Tentakelspitzen verwandt wurden, und die Abtrennung derselben jedesmal wenigstens mehrere Millimeter von der Ursprungsstelle entfernt geschah; vom Leibe also gewiss nichts an ihnen sitzen blieb.

Mit Bezug auf die theoretischen Vorstellungen von der Histogenese und der Fortpflanzung der Metazoen kommt diesem Versuch weit mehr Wichtigkeit zu, als man ihm bisher beigelegt hat. Wie in dem histologischen Theile dieser Abhandlung gezeigt wurde, fehlen an den Tentakeln jene indifferenten Zellen, die den Nachwuchs der abgängigen Gewebstheile bilden, und aus denen die

1) Unter Anderen berichtet Engelmann über die Regeneration abgeschnittener Arme zu ganzen Polypen. Zoologischer Anzeiger 1878.

2) A. Meyer (Tageblatt d. Naturforscher-Versammlung zu Hannover). Man vergleiche hierüber die Mittheilungen von K. Moebius im Tageblatt der Naturforscher-Vers. zu Berlin. 1886. p. 133.

Geschlechtsproducte hervorgehen. An den Armen bilden sich weder Knospen, noch Samenfäden oder Eier. In dem Entoderm kommen bei allen bisher untersuchten Hydraarten am Magentheil des Polypen zwei verschiedene Zellenarten vor. Man müsste die Annahme machen, dass aus der einen Art von Entodermzellen der Arme sich auch die andere bilden könne, um den fehlenden Magentheil ersetzen zu können. Damit ist aber die Nöthigung zur Substituirung einer nie geahnten Proteusnatur histologisch differenzirter Zellen nicht erschöpft. Die Regeneration eines Armes zu einem ganzen Polypen schliesst stillschweigend die Annahme in sich ein, dass derselbe auch fructificiren, Knospen und Geschlechtsproducte bilden könne. Dazu aber sind die indifferenten intermediären Zellen unerlässlich. Es müsste sich somit aus völlig characteristisch gebildeten Muskel- oder Nesselzellen dies Keimlager rückläufig restituiren können; an dieser Annahme wird man aber vorläufig einigen Anstoss zu nehmen nicht umhin können.

Wenn man die Regeneration der Gewebe studirt, so findet sich für den Ersatz abgängiger Theile entweder ein Keimlager oder wie dies in den Drüsen zu geschehen pflegt, wo die Zellen nur in einer einzigen Lage geordnet sind, eine Restitutionsfähigkeit der alten Zellen selbst, die auch gelegentlich durch indirecte Theilung sich vermehren können. Stets wird aber von diesem Keimlager oder den alten Zellen nur das eine specifische Gewebe gebildet, so dass das Keimlager der Hornhautepithelien, wenn man mit Erfolg den Versuch einer Transplantation anstellen würde, auch in der Trachea cilienlose Zellen produciren müsste; eine pancreatische Zelle nicht zur Bildung von Pepsin durch die Verpflanzung in die Magenschleimhaut gezwungen werden könnte; ein Haarbalg, auch von der Körperoberfläche entfernt, sein Haar bei günstigen Ernährungsverhältnissen forterzeugen würde; die Muskelzelle durch Verlagerung in das Gehirn oder Rückenmark nicht zu einer Ganglienzelle umzuformen wäre. Die indifferenten Zellen höherer Thiere, die zur Neubildung von Geweben bestimmt sind, haben eine so weit gehende Sonderung erfahren, dass sie, soweit uns bekannt ist, nur das zugehörige specifische Gewebe zu bilden im Stande sind. Nur eine einzige Gruppe indifferenter Zellen, aus denen die Geschlechtsproducte entstehen, vermögen wieder alle Gewebe zu erzeugen.

Die Protozoen vereinigen in einer Zelle alle das Leben charac-

terisirenden Eigenschaften, gebunden an die Bestandtheile dieser einzigen Zelle.

Dass zwischen diesen Extremen die Uebergänge nicht fehlen, ist durch directe Beobachtung erhärtet.

Die Epidermiszellen der Begonienblätter [1]) sind unter geeigneten Bedingungen zu zwingen, neue fructificirende Pflanzen zu erzeugen. Bekannt ist die Möglichkeit Staubfäden zu Blumenblättern umzuwandeln; ob aber den Zellen des durch die veränderte Ernährung erzeugten Blumenkronenblattes noch die Fähigkeit innewohnt, gleich den Pollenkörnern, die unter anderen Bedingungen aus ihnen hervorgegangen wären, ein Ei zu befruchten, müsste erst noch nachgewiesen werden.

Die indifferenten Zellen der Pflanzen und der Hydren bilden sowohl neue Gewebstheile des alten Organismus als auch die Geschlechtszellen. Von einer Präformirung der Geschlechtszellen im jugendlichen Individuum kann hier also nicht die Rede sein, da eben alle vegetativen Zellen Geschlechtszellen werden können [2]).

Man kann die Hydren und die Pflanzen künstlich vermehren, so lange sie theilungsfähige vegetative Zellen führen [3]).

---

1) F. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1876, p. 477 sqq. A. Hansen, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. Abdruck aus den Abhandlungen der Senkenbergischen naturforschenden Gesellschaft Bd. XII. Frankfurt a. M. 1881.

2) Hierbei sei auf die p. 292 sqq. gegebene Auseinandersetzung verwiesen. Wir halten uns an dieser Stelle mehr an histologische Termini.

3) An diese Betrachtungen schliesst sich unwillkürlich die Frage an, ob man auch im Stande sei durch künstliche Theilung allein die Existenz einer Art zu sichern. Die Erfahrungen der Gärtner sprechen dafür, dass man die Arten auf diese Weise nicht beliebig lange am Leben erhalten könne. Die Pappel, welche seit zwei Jahrhunderten in Europa auf ungeschlechtlichem Wege vermehrt wurde, scheint dem Aussterben nahe zu sein. Elodea canadensis bildet bei Weitem nicht mehr die Gefahr für die Gewässer und ihre thierischen Bewohner, die sie kurz nach ihrer Einschleppung in Europa geworden war; weil offenbar die Fähigkeit, sich ungeschlechtlich zu vermehren, nachgelassen hat. Bei den betreffenden Thiergruppen wird in der Natur ebenfalls die ungeschlechtliche Vermehrung durch die geschlechtliche abgelöst. Von manchen Geschöpfen hat man freilich bis jetzt eine geschlechtliche Zeugung noch nicht nachweisen können. Es scheint aber, dass zur Erhaltung der Art bei denjenigen Wesen, die durch Theilung sich vermehren und künst-

Aber weder bei Pflanzen noch bei den Thieren ist bis jetzt nachgewiesen worden, dass eine geweblich differenzirte Zelle ein heterogenes Gewebe habe erzeugen können oder gar zu Samen oder Ei umgewandelt worden sei. Mit Recht hat man stets an der Annahme festgehalten, das Bindegewebe könne keine Epithelien erzeugen, und die correcten Beobachtungen der Regeneration nach epithelialen Substanzverlusten haben diese Annahme stets bestätigt.

Während also die Engelmann'schen Versuche über die Wiedererzeugung ganzer Polypen aus abgeschnittenen Tentakelspitzen als eine verbürgte Thatsache angenommen werden müssen, ist die Frage ob die Restitution auch ohne Vorhandensein der intermediären Zellen möglich sei, eine offene. Da Engelmann eine mikroskopische Analyse seiner Versuchsobjecte nicht angestellt hat, so ist es vorläufig erlaubt, diese Versuche als keinen Widerspruch zu der Hypothese enthaltend anzusehen, die Gewebe könnten einander nicht vertreten oder ergänzen; zu der Hypothese, dass aus einer Muskel- oder Drüsenzelle kein neues Individuum zu erzeugen sei. Man wird also zur Lösung dieser wichtigen Frage, die der Lehre von der Continuität des Keimplasma entweder eine wichtige Stütze oder eine verderbliche Widerlegung sein würde, fortfahren müssen, aus abgeschnittenen Tentakeln neue Polypen zu züchten, und im günstigen Falle die histologischen Veränderungen zu studiren nicht unterlassen. Die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, dass die Regeneration doch durch das Vorhandensein von indifferenten Zellen an den Tentakeln bedingt wäre, die vermöge ihrer amoeboiden Beweglichkeit in den vom Erfolg der Regeneration begleiteten Fällen in das Ectoderm der Tentakel gelangt sein könnten. Aber in solchen Dingen gilt nicht

---

lich vermehrt werden, nicht einmal die vegetativen oder indifferenten embryonalen Zellen genügen, sondern dass eine geschlechtliche Vermischung von Samen und Ei intercurriren müssen. Wenn auch bei den Pflanzen und den Hydren aus den indifferenten Zellen des Individuum Gewebe und Geschlechtsproducte sich bilden, so ist, wie es den Anschein hat, doch auch noch die Bildung der bestimmten Form der Geschlechtsproducte nöthig, um durch die Copulation derselben das Fortdauern der Art zu ermöglichen, da die zur Erzeugung eines neuen Individuum, eines wahren Stammhalters, erforderliche Vermischung zweier Zellen an den vegetativen Zellen ohne Weiteres sich nicht vollzieht.

die persönliche Meinung, sondern der positive Nachweis. Und der wird noch zu erbringen sein.

Ich muss mich desshalb trotz meiner zahlreichen mit Trembley's u. Mèyer's übereinstimmenden Versuche einer theoretischen Verwerthung derselben vorläufig enthalten; da ich mit Trembley zu sagen gezwungen bin, die Möglichkeit eines positiven Ergebnisses ist nicht zu läugnen. Ob meine Annahme, die Regeneration sei auf das Vorhandensein von indifferenten Zellen zurückzuführen, zu machen nöthig sei, müssen weitere Erfahrungen lehren.

An dieser Stelle sind nunmehr die Ergebnisse meiner Versuche zu berichten.

Versuch vom 4. Mai 1885. (Temp. Max. 15°,6 C.; Min. 7°,7 C.)

Einer Hydra grisea werden die Tentakel abgeschnitten. Am Mundringe bleiben die Stümpfe der Arme in einer Länge von einigen Millimetern stehen. Die abgeschnittenen Tentakeln werden in ein besonderes Gefäss gebracht. Am folgenden Tage ist die Wunde geschlossen. In der Entodermhöhle werden eine Menge grösserer und kleinerer Zellen umhergewirbelt. Auf Reize contrahiren sich die Arme. Diese leben noch am 7. Mai unverändert und gehen dann zu Grunde.

Dieser Versuch wurde des Oefteren mit dem gleichen Erfolg wiederholt.

Versuch vom 30. November 1886. (Zimmertemperatur ca. 15° C.)

Von einer Hydra fusca wird der Mundring mit den Tentakeln entfernt und so zerlegt, dass ein Tentakel ohne Basis (Nr. 1), zwei Tentakel mit einer verbindenden Brücke (Nr. 2), ein Tentakel mit Basis (Nr. 3) und ein ganzer Tentakel mit einem Stumpf eines anderen durch eine Brücke der Substanz des Mundringes verbunden (Nr. 4) in je ein Glas gebracht werden.

Nr. 1 lebt unverändert und bewegt sich auf Reize an den folgenden Tagen. Vom 4. Dezember an ist dieser Theil nicht mehr aufzufinden.

Nr. 2. Am 2. Dezember sind die Arme verkürzt, die verbindende Brücke, die sich durch ihre braune Färbung deutlich markirt, ist gewachsen. Am 7. Dezember ist die Brücke noch mehr gewachsen.

Nr. 3 hat am 6. Dezember 2 Tentakel und einen bedeutend gewachsenen Rumpf. Am 7. Dezember weist dieses Theilstück drei

Arme auf. Am 24. Dezember lebt das vergrösserte, aber in der Gestalt unveränderte Thier.

Nr. 4 zeigt am 6. Dezember drei Arme; zwei grosse und einen kleinen. Die Arme sind am folgenden Tage vergrössert; der dritte aber erreicht noch nicht die Länge der beiden anderen. Der Leib ist schon mit blossem Auge deutlich wahrnehmbar. Das Thier wächst und lebt am 14. Dezember der Gestalt nach unverändert.

Während der ohne Basis abgetragene Arm, so oft er auch bei schwacher Vergrösserung beobachtet wurde, schon am ersten Tage nach der Operation nur auf Reize sich contrahirte, führten die mit einem Stück des Mundringes versehenen Tentakel stets spontane Bewegungen aus. Auch bei Hydra fusca wurden die Versuche mehrfach mit dem gleichen Resultat wiederholt. Leider habe ich an ihr bis jetzt aus Mangel an Material nicht zu allen Jahreszeiten experimentiren können wie bei Hydra grisea. Um aber dem Einwande zu begegnen, die Versuchsobjecte seien überhaupt nicht regenerationsfähig gewesen, wurde neben den Tentakaln von jedem einzelnen zum Versuch benutzten Exemplar zur Controlle ein Stück der Leibessubstanz isolirt. Aus diesen Stücken bildeten sich immer neue Polypen; aus den Tentakelspitzen dagegen kein einziges Mal.

So oft in meinen Versuchen abgeschnittene Tentakel[1]) unter denselben Bedingungen wie irgendwelche Stücke der Leibeswand beobachtet wurden: es gelang ebensowenig mir als Trembley ganze Polypen aus den isolirten Armen zu züchten. War dagegen an der Basis des abgeschnittenen Armes von der Substanz der Mundlippen etwas erhalten geblieben, so restituirten sich solche Theile wieder zu ganzen Polypen, wie dies Trembley und auch Roesel schon beschrieben haben.

Durch einen glücklichen Zufall bin ich in der Lage über die Nr. 4 des am 30. November 1886 zerlegten Polypen weiter zu berichten. Der ganze durch eine Brücke des Mundringes mit dem Stumpf eines anderen Armes verbundene Tentakel lebte am 24. Dezember 1886 in Gestalt eines kleinen Hohlkörpers, an dessen vorderem Ende zwei und an dessen hinterem Ende ein dritter Tentakel sich befanden. (Vergl. Fig. 45.) Der so beschaffene Polyp

1) Es wurden etwa fünfzig Tentakel geprüft, und ihre Veränderungen bis zum gänzlichen Verschwinden täglich aufgezeichnet.

wuchs, nahm Nahrung zu sich, streckte sich in die Länge, und während in der Gegend der beiden Tentakel vorn sich von dem mächtigeren Leibescylinder ein feinerer mit einem Tentakel an der Spitze seitlich abzweigte, entstanden um den eigentlichen Kopf neue Tentakel, so dass am 7. Januar 1887, ausser dem einen seitwärts auf dem abgezweigten Leibestheil aufsitzenden, deren sieben von ansehnlicher Länge vorhanden waren. Der am Fusstheil befindliche Arm nahm von Tag zu Tag an Länge ab, ebenso der den seitlichen Fortsatz des Mundtheiles krönende, so dass am 12. Januar 1887 ein zweizinkiger Leib vorlag, an dessen längerer und mächtigerer Zinke sieben Tentakel die Mundöffnung umstanden. Den Polypen habe ich des Oefteren Daphnien fangen und verschlingen sehen. Am 25. Januar war er an einer Wasserlinse mit dem kurzen Leibestheil festgeheftet; an dem kräftigeren hatte sich der für Hydra fusca characteristische Fusstheil noch nicht gebildet.

Das Auffallende ist gewiss die Resorption der Tentakel, die durch eine primäre Wundheilung an Stellen hin gerathen waren, wo normaler Weise keine Tentakel sich finden. Man könnte glauben, mit der Resorption der Tentakel sei das anhaftende Gewebe geeignet gewesen, den Fuss mit seinen characteristischen Eigenthümlichkeiten auszubilden. Das scheint mir aber keineswegs der Fall zu sein; es ist ebenso gut erlaubt sich vorzustellen, dass in unserem Versuche die ganze Regeneration von einem Tentakel und der zu ihm orientirten Leibessubstanz ausgegangen, und die anderssinnig gelagerten Zellen sowohl der beiden anderen Tentakel als der zugehörigen Substanz des Mundringes der successiven Resorption anheimgefallen seien [1]). Es bleibt somit die Möglichkeit einer dreiaxigen Orientirung der Hydrazellen nicht ausgeschlossen; dafür spricht auch die constante zeitliche Folge im Auftreten der Tentakel an den Knospen der Hydra fusca.

Die Umstülpung der Polypen.

Die Geschichte des Umkehrungsversuches ist so einfach, dass mit dem Namen Trembley's eigentlich Alles erschöpft ist. Denn es möchte nicht so leicht einen Biologen geben, dem die That-

1) Bei hungernden Hydren kann man die Reduction der Körpergrösse von Tag zu Tag controliren, so dass wie überall in der Natur im Grossen auch in den Geweben das Schwächere dem Stärkeren zur Beute wird.

sachen und ihre Consequenzen unbekannt geblieben wären, die sich an dieses Experiment anschliessen.

Da es mir gelungen ist, nicht allein die von Trembley mitgetheilten Beobachtungen zu bestätigen, sondern auch, mit verbesserten Methoden und Hilfsmitteln der Untersuchung ausgerüstet, weitere Thatsachen aufzufinden, die der Deutung der Vorgänge eine andere Wendung geben, als sie zu Trembley's Zeiten möglich war, so sei hier in wenigen und zwar Trembley's eigenen Worten der Standpunkt characterisirt, auf dem man auch späterhin noch beharrte, falls man nicht die Möglichkeit des Gelingens des ganzen Versuches überhaupt läugnete.

pag. 264. J'ai nourri un Polype retourné pendant plus de deux années. Il a beaucoup multiplié.

pag. 253. Si j'avois sçu qu'un morceau de peau de Polype pouvoit devenir un Polype complet, seulement en s'enflant de manière qu'il se forme dans le milieu de cette peau simple un vuide qui devient l'estomac du Polype; si, dis je, j'avois sçu cela, j'aurois eu plus d'ésperance de voir vivre un Polype retourné: j'aurois déjà eu une preuve, que la superficie interieure de la peau d'un Polype peut dervenir, au moins en partie, superficie extérieure.

Trembley hat also Polypen umgekehrt und nimmt an, dass der an der Wiederumkehrung gehinderte Polyp sein Ectoderm in Entoderm verwandle, dass aus Entoderm einfach Ectoderm werde, und dass diese so veränderten Thiere jahrelang durchaus normal weiter leben.

Zur Umstülpung der Polypen habe ich mich mit Erfolg dieser Methode bedient.

Man sucht einen grossen Polypen aus. Am besten, wie dies auch Trembley angiebt, wählt man einen solchen, dessen Magenhöhle mit Nahrung angefüllt ist, weil bei der nachfolgenden Procedur sich dann die Mundöffnung am ausgiebigsten erweitert. Der Polyp wird in einem kleinen Tropfen Wasser auf eine Kautschukplatte gelegt, mit dem Fuss nach rechts gewandt, und so lange mit dem stumpfen Ende einer Schweinsborste betupft, bis er sich zur Napfform contrahirt hat. Vorsichtig schiebt man die Borste, genau das Centrum des Fusses fassend, gegen die Mundöffnung vor und hält mit der Linken eine glattarmige Pincette wider die Tentakel, dicht in der Umgebung des Mundes. Dann schlüpft alsbald die Borste mit dem umgestülpten Polypenleib durch die

geöffnete Pincette hindurch. Man fasst das Fussende leicht mit der Pincette, zieht die Borste aus dem Innern hervor und muss nur noch einen feinen 0,2 mm dicken Silberdraht unterhalb der Tentakelinsertion durch den Polypen hindurchführen. Jedenfalls wird auf diese Weise die Methode Trembley's vereinfacht und das Gelingen des Versuches erleichtert; da erstens der Polyp an Ort und Stelle liegen bleibt und zweitens bei der Fixirung mit dem feinen Silberdraht die Abtrennung des hinteren Leibesstückes von dem vorderen viel weniger leicht sich ereignen kann als beim Gebrauch einer Borste.

Besondere Vorsicht erfordert die Aufstellung der Versuchsthiere, da sie in kleinen Gefässen der Einwirkung der sommerlichen Sonnenstrahlen ausgesetzt, unfähig sich zu verkriechen, an der Temperatursteigerung zu Grunde gehen.

Bei meinen ersten Versuchen, die umgestülpten Polypen auf einer durchgesteckten Borste zu fixiren, züchtete ich gewöhnlich zweiköpfige Hydren, wie es auch Trembley beschreibt, und lieferte so ohne es zu wollen eine Bestätigung der Trembley'schen Versuche, künstlich Hydren mit einer gradezu beliebig grossen Zahl von Köpfen oder Schwänzen zu erzeugen.

In anderen Versuchen trennte sich das hintere Leibesende vom vorderen gänzlich ab; oft genug ging ein grosser Theil des umgestülpten und nach Aussen gekehrten Entoderm in Fetzen ab und löste sich völlig im Wasser auf.

Bei einiger Uebung und mit Zuhülfenahme der neuen Methode gelang es aber, tadellose Versuche anzustellen, so dass oft in einer Stunde bis vier Polypen umgestülpt und mit dem Silberdraht befestigt wurden, ohne dass Gewebestücke abfielen oder gar durch die Operation das Thier in zwei Theile getheilt wurde.

Nach der Umstülpung und Befestigung des Thieres auf der Kautschukplatte muss man nun, um ein richtiges Bild der auftretenden Veränderungen zu gewinnen, mit nicht zu schwachen Linsen öfters untersuchen.

Sofort nach der Umstülpung ist das Aussehen der Polypen total verändert, da nun an Stelle des durchsichtigen und mit glänzenden Nesselkapseln durchsetzten Ectoderm das gefärbte Entoderm an der Aussenseite des Thieres gelagert ist. Nur die Tentakel zeigen dasselbe Bild wie am normalen Polypen. Mit Hülfe einer fünfzigfachen Vergrösserung erkennt man die von der um-

gestülpten Magenfläche in die Lichtungen der Tentakel führenden Oeffnungen, die naturgemäss bei der Umdrehung einer Hydra aussen zu liegen kommen, während die Tentakel von der Umstülpung selbst nicht betroffen werden. Dies hat schon Trembley beobachtet und pag. 263 seines oft citirten Werkes beschrieben.

Die Mehrzahl der umgestülpten Polypen bleibt ruhig liegen, und dann ist die Oberfläche ihres Leibes in quere Ringel zusammengeschoben wegen der starken Zusammenziehung. Andere aber bewegen sich lebhaft, strecken ihre Tentakel aus, verlängern und verkürzen ihren Leib sowohl spontan als auf Reize trotz des durchgestreckten Drahtes. Nach einigen Stunden liegen alle umgestülpten Polypen ruhig da; die Veränderungen, welche das Ectoderm wieder an die Oberfläche bringen, beginnen.

Vor der Mittheilung meiner eignen Versuche möge man mir gestatten aus den Berichten Trembley's eine Stelle zu copiren, die objectiv verwerthet, später als Beweis für unsere Deutung der Vorgänge nach der Umstülpung dienen kann.

pag. 262: „C'est, en observant un Polype, d'abord après qu'il avoit été retourné, que j'ai vu l'ouverture que chaque bras a à son origine. dont j'ai parlé dans le second Mémoire, et par le moïen de laquelle le tuïeau qu'il forme, communique avec l'estomac. On doit chercher les ouvertures un peu au-dessous des bords de la bouche d'un Polype nouvellement retourné. Si l'on se sert d'une forte loupe, on voit sur la peau de petits enfoncemens très sensibles. Leur situation, et leur nombre, ne permettent pas de douter, que ce ne soient les ouvertures des bras des Polypes. Si on continue à observer ces ouvertures, on les voit diminuer peu à peu, et enfin disparoitre“.

An diese Beobachtung schliesst Trembley das Raisonnement an: „Les mouvemens et les renflemens de la peau du Polype les cachent, ou les ferment. Sans doute qu'il se forme d'autres ouvertures en dedans de la bouche“.

Aus meinen eignen Versuchen sollen einer mit negativem Resultat und dann solche mit günstigem Ausgang ausgewählt werden; an den letzteren wird gezeigt werden können, wie der Ablauf der Veränderungen durch die Temperatur und die Grösse der Wundflächen beeinflusst wird.

Versuch vom 25. April 1885. (Temp. Max. 18°,9 C.; Min. 12°,1 C.)

Eine Hydra grisea wird umgestülpt und auf eine Borste gespiesst. Das Thier ist am folgenden Tage von der Borste abge-

fallen, das Ectoderm liegt aussen. Am 30. April zeigt sich deutlicher als an den vorhergehenden Tagen die Spaltung der Hydra der Länge nach, so dass am 4. Mai zwei mit Tentakeln ausgestattete Polypen vorliegen, die nur in der Mitte durch eine Querbrücke verbunden sind.

Versuch vom 4. Mai 1885. (Temp. Max. 15⁰,6 C.; Min. 7⁰,7 C.)

Eine umgestülpte Hydra grisea wird mit einem senkrecht durch den Leib gebohrten feinen Silberdraht auf eine kleine Kautschuktafel befestigt und in Wasser versenkt. Drei Tage nach der Umstülpung ist die ganze Oberfläche wieder mit Nesselkapseln besetzt, das Fussende trägt die secretorischen Zellen. Das Thier steckt noch auf dem Draht.

Versuch vom 11. Mai 1885. (Temp. Max. 15⁰,4 C.; Min. 7⁰,4 C.)

Von einer Hydra grisea wird die in Bildung begriffene Knospe abgeschnitten, darauf das Thier selbst umgestülpt und mit einem Silberstift in der Mitte des Leibes durchbohrt. Am folgenden Tage haftet der Polyp unversehrt am Stift, das Ectoderm liegt aussen, ebenso eine neugebildete Knospe.

Versuch vom 3. Juni 1885. (Temp. Max. 17⁰,8 C.; Min. 8⁰,2 C.)

Eine umgewendete Hydra grisea wird an der Grenze des oberen und mittleren Drittels durch einen Silberdraht auf eine Kautschukplatte befestigt. Ein Theil des Entoderm ging bei der Operation verloren; im Uebrigen ist direct nach der Umstülpung — 12 Uhr Mittags — die Aussenfläche des Polypen gefärbt. Dicht unter dem Mundringe sieht man in die Oeffnungen der Tentakel. Der Polyp bewegt sich spontan und auf Reize. Drei Uhr Nachmittags liegt der Polyp ruhig da; von den Wundöffnungen und von den Tentakeln zieht sich das Ectoderm wie ein feiner weisser Schleier über das gefärbte und an den übrigen Stellen des Leibes nach aussen gelagerte Entoderm hin. Die verletzte Stelle mit dem abgängigen Entoderm liegt unverändert nahe dem Fuss, von der Stichwunde durch normales Entoderm getrennt. Am 5. Juni, also nach drei Tagen, ist die Lagerung der Leibesschichten wieder die natürliche; aussen liegt Ectoderm, innen Entoderm. Der Polyp streckt und verkürzt sich trotz des durchbohrenden Drahtes und macht auch mit den Armen lebhafte Bewegungen. An der Fussscheibe sind die Drüsenzellen vorhanden.

Die Temperatur des Monats Mai 1885 war ungewöhnlich niedrig; als die Versuche bei der sommerlichen Hitze des Monates Juli fortgesetzt wurden, erfolgte die Umlagerung der Häute bei den umgestülpten und aufgespiessten Hydren weit schneller.

Versuch vom 10. Juli 1885. (Temp. Max. 27°,1 C.; Min. 16°,7 C.)

Eine Hydra grisea 10 Uhr Morgens umgestülpt. Auf Draht befestigt, ist nach 2 Stunden das Ectoderm von der Gegend der Mundöffnung und der Tentakel merklich nach abwärts über das Entoderm hingekrochen und umgibt auch die Stichwunden, welche in Folge der Durchbohrung mit dem Draht entstanden waren. Um 6 Uhr Nachmittags deckt den Polypen an der ganzen Oberfläche ein durchsichtiges mit reifen Nesselkapseln durchsetztes Ectoderm. Die Umlagerung der Theile ist also in 8 Stunden vollendet.

An diesem Polypen hatte ich mich zum ersten Male davon überzeugt, dass die Nesselorgane, sobald sie sich in dem aussen erscheinenden Ectoderm zeigten, gleich die definitive, fertige Gestaltung besassen, also nicht etwa neugebildet sein konnten.

Die Erfahrungen an zerstückelten Polypen und das Erscheinen des Ectoderm bei den umgestülpten Thieren grade an den Stichwunden bestimmten mich, an umgestülpten Polypen noch den Kopftheil abzuschneiden, den Rest zu fixiren und auf die Geschwindigkeit der Umlagerung zu achten. Der Erfolg war ein auffallender, so dass sich zeigte, wie sehr die Schnelligkeit der Umlagerung ausser von der Temperatur auch noch von der Grösse der Wunden abhängig sei.

Versuch vom 13. Mai 1885. (Temp. Max. 11°,4 C.; Min. 1°,8 C.)

Einer umgestülpten Hydra grisea wird der Mundring mit den Tentakeln abgeschnitten und entfernt; der Rest mit feinem Silberdraht auf eine Kautschuktafel befestigt und in ein Gefäss mit Wasser gelegt. Der umgekehrte und verstümmelte Polyp dehnt sich und zieht sich zusammen, ohne den Draht verlassen zu können. Nach 20 Minuten hat sich das Ectoderm von der vorderen Wundfläche aus nach abwärts geschoben und ist von den beiderseitigen Stichöffnungen mit unregelmässigen Grenzen als dünne Schicht hervorgekrochen. Nach drei Stunden liegt der Polyp, am Draht wie anfänglich befestigt, wie ein normaler Polypenleib da. Aussen befindet sich das mit Nesselkapseln durchsetzte Ectoderm.

Hiermit sei der Beschreibung der ohne weitere Präparation am lebenden umgestülpten Polypenleibe wahrnehmbaren Veränderungen genug.

Wie mir scheint spricht das Auftreten fertiger Nesselorgane im Ectoderm, das an der Oberfläche von den Stichwunden und der Mundöffnung her über das zuvor durch die Umstülpung nach aussen verlagerte Entoderm sich vorschiebt, sehr zu Ungunsten der Annahme Trembley's, dass die beiden Häute sich vice versa umzuwandeln im Stande wären, dass das Ectoderm zu Entoderm umgewandelt werden könne und umgekehrt. Man kann, von sommerlichen Temperaturen begünstigt, unter dem Mikroskop in nicht zu langen Zeiträumen das Vorschreiten des vorher im Innern des umgewendeten Polypen versteckten Ectoderm verfolgen, das stets in dünner Schicht, wie ein zarter Schleier mit seinen Muskelzellen und den Nesselapparaten von den drei bestimmten Localitäten, der Mundöffnung und den beiden durch den fixirenden Silberdraht gemachten Stichöffnungen verfolgen. Das Ectoderm tritt niemals ausser Zusammenhang mit diesen drei bestimmten Gegenden etwa insulär an anderen Regionen auf, sondern fliesst stets, von den vorher genannten Localitäten her vorkriechend, überall da zusammen, wo seine vorgeschobenen Ausläufer zusammentreffen. Diese Erscheinung der auffallend schnellen Wundheilung zeigte sich auch bei der Zerstückelung von Polypen. Die kleinsten Stücke schliessen sich alsbald zu Kugeln oder Cylindern.

Da man nun das allmähliche Vorwärtsschieben des fertigen Ectoderm von den Punkten aus, wo ein einfaches Ueberwandern möglich ist, direkt unter dem Mikroskop verfolgen kann, so könnte man glauben, das Ectoderm vollziehe diese Wanderung ganz allein. Das ist aber nicht richtig. Doch kann der wahre Sachverhalt erst an feinen Schnitten durch umgestülpte Polypen, die zu verschiedenen Zeiten nach Beginn des Versuches getödtet wurden, erkannt werden.

Die Versuchsthiere wurden nach den schon oben angeführten Methoden entweder mittels absoluten Alkohols oder Flemming'scher Mischung abgetödtet und erst nach dem Tode von dem Silberdraht befreit. Diese Manipulation erfordert einige Vorsicht; da sonst unfehlbar die für den Beweis wichtigsten Theile, der Zusammenhang des kurze Zeit nach der Umstülpung noch im Innern des Polypen verbliebenen Ectoderm mit dem schon zu den Stichöffnungen hervorgekrochenen, zerstört werden.

Die Einbettung in Celloidin und das Anfertigen feiner Schnitte mit dem Rasirmesser unter Zuhülfenahme einer Uhrmacherlupe gelang mir besser als die Zerlegung in Paraffin eingebetteter Präparate mit dem Mikrotom.

In Figur 103 ist ein Schnitt durch einen eben umgestülpten und dann sofort abgetödteten Polypenleib bei schwacher Vergrösserung dargestellt. Die umgekehrte Anordnung der Leibesschichten ist leicht ersichtlich. Aussen liegt das gefärbte Entoderm, dann folgt, nach Innen zu, der Stützlamelle das Ectoderm. Die Theile sind nicht übermässig contrahirt.

Hat nun ein Polyp umgekehrt und durch den Silberdraht an der Rückkehr zur normalen Lagerung seiner Leibesschichten gehindert einige Zeit gelegen, so zeigt sich an feinen Schnitten immer eine starke Contraction und je nach der verflossenen Zeit in dem Entoderm eine mehr oder weniger reichliche Höhlenbildung. Zerlegt man einen erst vor Kurzem umgestülpten Polypen in feine Schnitte, so ist abgesehen von der starken Contraction der Theile an den meisten Stellen die künstlich geschaffene Lagerung von Entoderm und Ectoderm dieselbe verblieben; nur die Schnitte durch den Stichkanal zeigen ein abweichendes Verhalten. Hier zieht sich das gewulstete Ectoderm mit der Stützlamelle über das Entoderm hin und hört aussen angekommen bald mit scharfem Rande auf. Je länger die Umstülpung gedauert hat, desto weiter von den Wundöffnungen findet sich aussen wieder Ectoderm mit seinen Muskelzellen, seinen Nesselapparaten und den intermediären Zellen. Zwischen Ectoderm und Entoderm liegt die Stützlamelle.

Derartig weiter vorgeschrittenen Stadien sind in Fig. 106 und 107 abgebildet. Fig. 106 bei schwacher Vergrösserung blos als Contourzeichnung gehalten mit dem um ein eingeengtes buchtiges Lumen innen gelagerten stark contrahirten und durch die Zusammenschiebung verdickten Ectoderm. Nach aussen folgt die Stützlamelle und dann das in der Zeichnung dunkel gehaltene von bizarr gestalteten, grösseren und kleineren Hohlräumen durchsetzte Entoderm, dem oben und unten in der Abbildung noch ein niedriger Meniscus von fertigem normalen Ectoderm aufgelagert ist. Der Schnitt war in einiger Entfernung vom Stichkanal quer durch den umgestülpten Polypen hindurchgeführt. Am Stichkanal war das Ectoderm aussen und innen in Continuität und umschloss

wie ein Buchbeschlag das Entoderm, von diesem durch die Stützlamelle getrennt.

Fig. 107 ist ein kleiner Theil eines Querschnittes durch einen vor $7\frac{1}{2}$ Stunden bei einer Temperatur von 20° C. umgestülpten Polypen, der unzerlegt und gehärtet in Fig. 114 bei schwacher Vergrösserung abgebildet ist. Der Schnitt, Fig. 107, fiel durch die hell gehaltene Zone unterhalb der Durchbohrungsstelle, Fig. 114. Beide bedürfen keiner weiteren Erläuterung.

Liegt nun der Polyp noch länger nach der Umkehrung vom Draht festgehalten da, so zieht sich das Ectoderm wie auch die Schnitte zeigen mit der Stützlamelle, und wie man annehmen muss, auch mit dem zugehörigen Entoderm über das vorher nach aussen verlagerte Entoderm hin, bis schliesslich aussen kein Entoderm mehr frei zu Tage liegt. Im Inneren des Polypen vollziehen sich aber bedeutende Veränderungen. Man sieht gewöhnlich schon makroskopisch aus den Stichkanälen kleine Substanzpartikelchen entleert werden, so dass im Inneren des umgekehrten Thieres offenbar Theile zu Grunde gehen. Dies zeigt sich noch deutlicher an den feinen Schnitten. Fig. 121 stellt einen solchen bei schwacher Vergrösserung in den Umrissen dar. Die Lagerung der Leibesschichten ist wieder die normale. Im Entoderm, das noch immer unregelmässig gestaltet ist, kommen noch wie bald nach der Umstülpung Spalten und Höhlen vor, die jetzt aber wie die Entodermzellen selbst mit Nesselzellen durchsetzt sind [1]. Von dem Ectoderm sind also im Inneren des Thieres nur Bruchstücke verblieben, die allmählich verdaut werden und nach weiterem Verlauf von ein bis zwei Tagen auf die gewöhnliche Zahl von Nesselzellen reducirt sind, die sich fast immer im Entoderm finden. Diese Nesselzellen sind aber nicht im Entoderm autochthon, sondern entstammen stets dem Ectoderm. Ausser den Nesselzellen, den freien Nesselkapseln liegen theils frei in der Magenhöhle, theils in den Spalten des Entoderm abgelöste und kuglig gewordene Entodermzellen,

---

1) Nur die grossen Entodermmuskelzellen nehmen die Reste des im Inneren des umgestülpten Polypen verbliebenen Ectoderm auf, so dass neben den anderen, vorläufig noch nicht mit Sicherheit zu definirenden Functionen dieser Zellen, die Function der Nahrungsaufnahme ihnen gewiss zukommt. Die Verdauung der Nesselorgane im eignen Leibe gehört in die Kategorie der Erscheinungen, dass animalische Gifte dem erzeugenden Organismus unschädlich sind, wie der Schlange das eigne Gift.

die an den characteristischen, gefärbten Einschlüssen leicht zu erkennen sind. Es gehen also bei der Umstülpung auch Entodermzellen zu Grunde.

Im Ectoderm der etwa zwei Tage umgestülpten Polypen finden sich Mitosen. Befreit man den Polypen vom Draht nachdem das Ectoderm wieder die äussere Lage bildet, dass er Nahrung fangen und aufnehmen kann, so ist er bald zu seiner ursprünglichen Grösse wieder herangewachsen.

Will man sich an der Hand der vorgeführten Beobachtungen ein Bild von dem Mechanismus der Restitution nach der Umstülpung machen, so kann man, denke ich, auf den Wundheilungsprocess bei kleinen isolirten Stücken der Leibessubstanz zurückgehen. Man mag dieselben lagern wie man wolle, das Ectoderm bildet stets die äussere Schicht einer sich bald schliessenden Kugel. So schlägt sich auch die Leibessubstanz an den Stichkanälen umgekehrter und durch eine Borste oder durch Draht befestigter Polypen in der Weise um, dass das Ectoderm wieder nach aussen verlagert wird. Im weiteren Verlauf kommen bei jeder Art des Versuchs — Regeneration aus Theilen des Leibes, Umstülpung — Resorptionserscheinungen vor, die nicht allein auf mechanische Schädigung, sondern, wie ich glaube, auf die Orientirung der Zellen und ihrer kleinsten Theile zurückzuführen sind. Was sich in den Plan des Ganzen gelegentlich des störenden äusseren Eingriffs nicht fügen will, wird resorbirt und durch Neubildung ersetzt. Es kann nicht dem Zufall überlassen sein, dass am vorderen Ende des kopflosen Polypen die Tentakel mit dem Mundring wieder wachsen, dass an der Stelle des abgeschnittenen Fusses sich wiederum neue Drüsenzellen bilden; dieses muss in der Orientirung der Zellen im Raume begründet sein.

Die Umstülpung der Polypen ändert demgemäss an dem Character von Entoderm und Ectoderm nicht das Mindeste. Gerade das von Trembley ersonnene Mittel zur Herbeiführung der Umwandlung bedingt die Umlagerung nach dem allgemeinen Gesetz der Orientirung von Ectoderm und Entoderm, indem der durchgebohrte Draht oder die Borste die Wunden schaffen, an denen der Umschlag erfolgen kann, so dass Ectoderm wieder aussen und Entoderm innen liegt.

Wie viel von dem ursprünglichen, histologisch differenzirten Zellenmaterial nach der Umstülpung eines Polypen erhalten bleibe,

wissen wir nicht; wir kennen auch nicht die Lebensdauer dieser Theile an normal dahinlebenden Polypen. Die Durchbohrung des umgestülpten Polypen begünstigt die Rückkehr zur normalen Lagerung in einer Weise, die man gradezu eine heimliche nennen könnte; da die ohne Weiteres sichtbare Rückstülpung, die ohne den fixirenden Draht sich ereignet, verhindert wird.

Die bei der Restitution eines umgestülpten und gefesselten Polypen auftretenden Vorgänge haben nichts Besonders und von anderweitig Bekanntem Abweichendes; sie bestehen im Umschlagen der verwundeten Theile, so dass Ectoderm wieder aussen liegt; in der Resorption der nicht weiter lebensfähigen Elemente und in dem Ersatz des Abgängigen durch Zelltheilung und Neubildung.

Wir haben demgemäss in diesem Abschnitt die Richtigkeit der Trembley'schen Beobachtungen über die Möglichkeit einen Polypen umzustülpen und am Leben zu erhalten bestätigt, selbst wenn der Polyp künstlich durch einen Draht oder eine Borste an der grobsinnlich wahrnehmbaren Rückkehr zur normalen Lage gehindert ist. Es gelang uns weiter, den Nachweis zu erbringen, dass bei den aufgespiessten umgekehrten Polypen, entgegen der Auffassung Trembley's, die natürliche Lagerung der Leibesschichten wie bei den umgestülpten ungefesselten Polypen durch eine freilich modificirte Form der Rückstülpung wieder gewonnen wird, dass also keine Umwandlung, sondern nur eine Umlagerung vorliege. Es wird also durch die Umstülpung Ectoderm nicht in Entoderm und Entoderm nicht in Ectoderm umgewandelt.

Ebensowenig ist die Inversion der Keimblätter bei den Nagethieren im Stande, die organbildende Function der einzelnen Blätter umzukehren. Zwar liegt, wie Bischoff[1]) zuerst nachgewiesen, der Embryo des Meerschweinchens „mit seinem Bauche nach aussen, mit dem Rücken nach Innen gegen die Eiblase hingewendet“; doch ist „abgesehen von diesen ganz eigenthümlichen Verhältnissen der übrige Entwicklungsgang des Meerschweinchenembryo durchaus nicht von dem andrer Wirbelthier- und Säugethierembryonen verschieden. Centralnervensystem, Herz und Darm bilden sich in ganz

1) Th. L. W. Bischoff: Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens, Giessen 1852.

bekannter Weise" (l. c. pag. 48). Kupffer[1]) wies sodann für Arvicola arvalis, Selenka für Mus musculus[2]) (weisse Hausmaus), Cavia cobaya, Mus decumanus, Mus sylvaticus[3]) nach, dass die Umlagerung der zuvor normal gestalteten Keimblase durch Einwucherung eines Zapfens bedingt sei, dass das hierdurch nach Innen verlagerte Ectoderm also wirkliches Ectoderm sei und wie Bischoff schon gefunden, den von der Ontologie anderer Wirbelthiere bekannten Systemen und Organen den Ursprung gebe. Somit wird auch bei den Nagern durch die Verlagerung nach Innen das Ectoderm nicht zum Entoderm; sondern wie bei den übrigen Wirbelthieren gehen aus ihm trotz der Ortsveränderung Primitivrinne und Amnion hervor. Der Darm wird vom Entoderm gebildet, obwohl es nach aussen verlagert war.

Die Zellen des Entoderm und des Ectoderm haben somit Functionen, die sie nicht gegenseitig vertreten können. Die Theile sind anatomisch und physiologisch differenzirt. Ausserdem müssen wir zur Erklärung der Erscheinungen bei unseren Versuchen noch die Annahme machen, dass die Zellen wie in den Functionen so auch in der Structur, in dem Aufbau ihrer kleinsten Theile hoch differenzirt seien, dass nämlich innen und aussen, vorn und hinten nicht allein an dem ganzen Individuum ihre volle Geltung haben, sondern dass die axialen Orientirungen des Individuum in den Orientirungen seiner kleinsten Theile begründet sei. Es muss also in jeder Zelle ein Vorn und Hinten, ein Innen und Aussen geben, — rechts und links sind dadurch von selbst bestimmt — und da jede Zelle weiterhin theilbar gedacht werden muss, diese axiale Orientirung auch an den kleinsten Theilen der Zellen schon vorhanden sein. Dafür sprechen auch die Versuche der Botaniker[4]).

---

1) C. Kupffer: Das Ei von Arvicola arvalis und die vermeintliche Umkehr der Keimblätter an denselben (Sitzungsber. der Königl. bayr. Acad. d. W. II. Classe 1882. Sitzung vom 4. November, p. 621—637).

2) E. Selenka: Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. Heft, Keimblätter und Primitivorgane der Maus, Wiesbaden 1883.

3) E. Selenka: Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. III. Heft, Die Blätterumkehrung im Ei der Nagethiere, Wiesbaden 1884. (Dort findet sich auch eine Besprechung der einschlägigen Literatur.)

4) Man vergleiche hierzu: H. Vöchting, Ueber Theilbarkeit im Pflanzenreich und die Wirkung innerer und äusserer Kräfte auf Organbildung an Pflanzentheilen. Pflüger's Archiv Bd. 15, p. 153 sq.

Der Beweis würde ein erschöpfender geworden sein, wenn ich gleich Trembley über eine grössere Zahl solcher umgestülpten Polypen zu verfügen hätte, an denen vor der Umstülpung eine Knospe sich befand, deren Magenhöhle noch mit der des Mutterthieres in offener Verbindung stand. Von diesen theilt Trembley das Folgende mit:

pag. 262. „Si on observe avec attention le corps de la mere, d'abord après qu'elle a été retournée, on voit, à l'endroit où tient un de ces jeunes dont je parle, un creux qui peu à peu se remplit; après quoi, on distingue sensiblement le corps du jeune Polype, qui en sort en se retournant. C'est ce que j'ai vu plusieurs fois, et avec un très grand plaisir. Il ne faut que quelques minutes, pour que le petit Polype soit tout-à-fait retourné. Ensuite, il continue à croître, il se détache de sa mere, et ne diffère en rien de tout autre Polype. J'ai nourri de pareils jeunes, et eux et leurs petits ont multiplié dans mes verres".

An diesen Knospen, die, ohne verwundet zu sein, sich zurückstülpten, lag naturgemäss das Ectoderm innen und das Entoderm aussen. Die Aufzucht zu neuen sich vom Mutterthier ablösenden Polypen müsste demgemäss zu Gunsten der Annahme sprechen, dass sich in der That die beiden Leibesschichten der Polypen in einander umwandeln könnten. Da aber Trembley auch hier keine continuirliche Beobachtung und feinere mikroskopische Untersuchung angestellt hat, so wird die Vermuthung nicht zu gewagt erscheinen, dass bei der Durchführung der betreffenden Untersuchung sich die Erklärung dieses Vorganges nach dem von uns urgirten Gesichtspunkte aus wird geben lassen. Keine Umwandlung, sondern einfache Umlagerung, und zwar bei den Knospen in der Weise, dass andere Partien des Mutterleibes der ursprünglichen Knospenanlage wie aufgeschweisst werden, und aus der Knospe selbst Theile in das Mutterthier wieder zurücktreten. Hierfür aber hat Trembley schon einen guten Beweis erbracht, die Einzelheiten seines Versuches auf Seite 273—276 beschrieben und in Fig. 1 bis 3 der XII. Tafel illustrirt. Es handelt sich dabei um einen umgekehrten Polypen, dessen Kopfende sich wieder umgestülpt und dann isolirt hatte, während eine schon vor der Umstülpung vorhandene, Tentakel führende Knospe sich mit dem Hinterende vereinigte und mit diesem während einer zweimonatlichen Beobachtungsdauer als einheitliches Thier fortlebte, frass

und sich durch Knospung vermehrte. Die Zeitangaben sind so gut zu controliren und so genau, dass an eine Neubildung des Kopftheiles in den herbstlichen Tagen nicht gedacht werden kann. Es würde zu weit führen, die Einzelheiten des Versuchs hier zu besprechen, da ich den Trembley'schen Angaben Nichts hinzufügen könnte, und jeder Zweifel an der Richtigkeit seiner Beobachtung durch ein aufmerksames Lesen der von ihm gelieferten Beschreibung sofort schwinden muss.

III. Historisches.

Polypen des süssen Wassers hat zuerst A. Leeuwenhoek [1]) beschrieben, aber man wird Pallas [2]) zustimmen, wenn er sagt: „Verus autem inventor dicendus est Abrahamus Trembley qui tres Hydrae species detexit et subtilissimis patientissimisque experimentis in earum naturam penetravit."

Leeuwenhoek's Beschreibung muss Hydra fusca zu Grunde gelegen haben, wie dies aus seiner Darstellung der Knospenbildung sicher hervorgeht, die er unter der Bezeichnung eines „Partus" beschreibt. Die bezügliche Stelle lautet:

In the discovery of the said young animalculum, I had observed on the other side of the body of the biggest animalculum a round little knob of seed, that from time to time, and in a few hours grew still bigger, and at last grew to be pointed, and in 13 or 14 hours was grown so large, that you might see two horns upon it. In the space of 24 hours, the last mentioned animalculum had acquired four horns, one of which was small, the second bigger, and the two others very large, and these two last were more strongly protuded and contracted than the others" (l. c. pag. 222). Man sieht leicht, dass dies nur bei Hydra fusca zutrifft.

Kurz nach Leeuwenhoek hat ein ungenannter Mr. C. die Beschreibung Leeuwenhoek's durch zwei vergrösserte Abbildungen und die Bestätigung der Knospenbildung ergänzt [3]). Einen Namen geben Beide dem neu entdeckten Thiere nicht. Der Ano-

1) The philosophical Transactions from 1700—1720 (Abridged) Vol. V, p. 220 (n. 283 p. 1305).

2) P. S. Pallas: Elenchus Zoophytorum, Hagae Comitum 1766, p. 28.

3) Philosophical Transactions Nr. 288, p. 1494. Abridged: Vol. V, p. 225.

nymus hat wohl Hydra grisea vor sich gehabt. pag. 225: „The horns are perfectly white, and the body yellowich."

Im Jahre 1744 erschienen die Abhandlungen Trembley's [1]), ein Meisterwerk präciser Darstellung sorgfältiger und umsichtig angestellter Beobachtungen, ein classisches Muster biologischer Detailforschung, die in einem einzigen Rahmen ein Bild der ganzen Lebensgeschichte einer Thiergruppe zu geben unternimmt. Ein solches Werk, begleitet von den künstlerischen Abbildungen eines Lyonet, wird nach Form und Inhalt für immer eine reiche Quelle der Belehrung für den Naturforscher bleiben, und durch die wahrhafte Bescheidenheit und nicht leicht zu überbietende Klarheit des Styls freudige Bewunderung erregen.

Trembley kannte drei Arten von Polypen; die heutige Hydra viridis, grisea und fusca; er beschreibt ihre Lebensweise, die Art ihrer ungeschlechtlichen Vermehrung und stellte zuerst jene Versuche an über die künstliche Theilbarkeit und die Umstülpung, die bis auf den heutigen Tag immer und immer wiederholt, bald theilweise bestätigt bald angezweifelt, in ihrer objectiven Darstellung aber als richtig befunden werden müssen.

Unter den Zeitgenossen Trembley's, die sich mit der Wiederholung seiner Experimente beschäftigten, ist vor Allen Roesel [2]) zu nennen. Roesel fügte den von Trembley entdeckten 3 Species eine neue hinzu. Beim Umkehrungsversuch war er nicht von demselben Glück begünstigt als Trembley. Die Regeneration abgeschnittener Tentakel wird von ihm als möglich beschrieben. Wer sich für die Namen aller Derer, die im vorigen Jahrhundert an Hydren Versuche anstellten, interessirt, findet sie in der deutschen Uebersetzung Trembley's von Goeze [3]).

Pallas [4]) zählte in seinem Elenchus Zoophytorum vier Arten von Hydren auf und wies ihnen die Stelle im System an, die sie noch heute einnehmen.

---

1) Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce, à bras en forme de cornes par A. Trembley, de la société royale. A. Leide, chez Jean et Herman Verbeek, 1744.

2) Roesel von Rosenhof, Historie der Polypen und anderer kleiner Wasserinsecten in Insectenbelustigung III. Theil, 2. Band, p. 465—550. Tafel 72—89.

3) Des Herrn Trembley Abhandlungen übersetzt von J. A. E. Goeze, Quedlinburg 1775.

4) Elenchus Zoophytorum 1766.

Was nun die Darlegung der Förderung unserer Kenntniss vom Bau und den Functionen des Polypenleibes anlangt, so dürfte es sich empfehlen nicht einfach chronologisch, sondern bei den einzelnen Punkten die Fortschritte historisch darzulegen.

Die Vermehrung der Polypen auf ungeschlechtlichem Wege war schon den ersten Beobachtern bekannt; die künstliche Theilbarkeit hatte Trembley nachgewiesen. Die geschlechtliche Fortpflanzung konnte erst allmählich aufgedeckt werden, und selbst noch im Jahre 1846 musste Max Schultze[1]) das Vorkommen des Hermaphroditismus bei den Hydren energisch vertheidigen.

Die vorurtheilslose und eben deswegen gradezu unerreichte Darstellungsweise Trembley's[2]) lässt klar erkennen, es seien Eierstock und Hoden der Hydra fusca ihm nicht entgangen. Beim Eierstock ist die an die Beobachtung angeschlossene Reflexion durchaus zutreffend und in Uebereinstimmung mit der von B. de Jussieu[3]), während Roesel[4]), der die erste bessere Abbildung des Eies von Hydra fusca gab, die Bildung des Ovarium für eine Krankheit hielt.

Trembley hat ganz sicher die Embryonen der Polypen gesehen. Denn pag. 196 findet sich: „J'ai remarqué sur le corps de plusieurs Polypes de petites excrescences sphériques, qui y étoient attachées par un pédicule fort court. Il y en avoit de blanches et de jaunes". Er hat aber ihre Bedeutung nicht erkannt und sagt an derselben Stelle: „J'ai aussi cherché ci ces Animaux n'étoient point ovipares. Je n'ai jamais rien vu, qu'on puisse prendre pour des oeufs, que ce que je vais décrire.

Nach einiger Zeit, fährt Trembley fort, fallen diese Kügelchen vom Polypen ab; er sah auch aus einem solchen sich einen

1) Max Schultze in der deutschen Uebersetzung von Steenstrup's Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur, p. 116.

2) Mémoires etc. p. 197 und 198.

3) Bei Trembley citirt: Mr. B. de Jussieu avoit, pendant les vacances (Herbstferien?), trouvé, à quantité de Polypes à bras en forme de cornes, une petite vessie adhérente à leur corps. Il a paru à Mr. de Jussieu, qu'elle était pleine d'oeufs. (Diese Bemerkung zeigt deutlich wie weit die exacte Beobachtung hinter der Speculation noch zurückgeblieben war (Ref.).

4) Roesel, Insectenbelustigung III. Theil, Tafel 83, Figg. 1, 2 und 4.

Polypen entwickeln: En un mot, je serais assuré que ce Polype est venu d'un de ces petits corps sphériques qui s'étoit détaché d'un Polype, si je n'avois pas été deux jours sans l'observer et s'il n'y avoit pas eu quelques petits Polypes dans le même verre. Trembley fand diese Körperchen nur am braunen Polypen und nie mehr als drei auf einmal während des Herbstes und zu Anfang des Winters.

Es unterliegt auch keinem Zweifel, dass er die Hoden des braunen Polypen gesehen, wie aus seiner Schilderung auf pag. 198 und 199 hervorgeht. Er hat aber auch ihre wahre Natur nicht erkannt.

Pallas[1]) sah zuerst das Auskriechen junger Polypen aus dem Ei, so dass schon im Jahre 1766 die Fortpflanzung der Polypen durch Eier bekannt wurde. Freilich ging es auch hiermit, wie fast mit jeder einzelnen über den Bau und die Lebensweise erforschten Thatsache: keine einzige blieb unbestritten. Ehrenberg[2]), der im Jahre 1836 sich von Neuem über die Fortpflanzung der Polypen durch Eier überzeugte, gibt eine übersichtliche Darstellung der Entdeckungen und Irrungen auf diesem Gebiete.

Ehrenberg[3]) selbst ist aber der wahre Entdecker der Hoden bei den Polypen. Die Kenntniss des Eies und seiner Bildung, sowie die sich anschliessende Entwicklung des Embryo hat Leydig[4]) gefördert durch die Entdeckung des Keimbläschens, Kleinenberg[5]) durch die Entstehungsgeschichte des Eierstocks und Eies, sowie der sich anschliessenden embryonalen Entwicklung. Hamann[6])

---

1) P. S. Pallas, Elenchus Zoophytorum 1766. (Die beweisenden Sätze „Hanc per ovula propagationem ipse bis meis oculis perfectam observavi" und „Ex ovulis — Hydras nasci aliquoties hyeme egomet vidi, ut dubium amplius non sit" sind auch bei Ehrenberg citirt.

2) Abhandlungen der Königlichen Academie der Wissenschaften zu Berlin 1836, p. 116 und Tafel II, Fig. 1 und 3.

3) Ehrenberg, Mittheilungen der Berliner Gesellsch. naturforschender Freunde 1838, p. 14 (nach Siebold, Lehrbuch der vergl. Anat. der wirbellosen Thiere, Berlin 1848, p. 52 citirt). Kleinenberg's Citat über diesen Punkt ist nicht ganz correct; da Ehrenberg in den Abhandlungen der Berliner Acad. vom Jahre 1836 von den Hoden der Polypen nichts berichtet.

4) Isis 1848, p. 164.

5) Kleinenberg, Hydra. Eine anatomisch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.

6) O. Hamann in Zeitschrift f. wissensch. Zoologie Bd. 37, p. 457.

lehrte die Einwanderung der in Symbiose mit Hydra viridis lebenden Algen in das Ei kennen. Siebold[1]) beobachtete den Furchungsprocess des Hydraeies. Kerschner und Korotneff[3]) beschrieben zuerst die Furchungshöhle des befruchteten und getheilten Eies. Die feineren Vorgänge kurz vor und während des Actes der Befruchtung sind noch nicht bekannt; Kleinheit der Elemente und stark lichtbrechende Einlagerungen in den Eidotter erschweren die Untersuchung. Mitosen der Furchungskugeln hat Korotneff abgebildet; aber erst Pfitzner[4]) hat den Vorgang des Kern- und Zelltheilungsprocesses bei den Polypen erkannt.

Nach Trembley scheint mir nun Leydig[5]) das grösste Verdienst in der Erkenntniss der Hydren zuzukommen. Leydig lehrte die Zusammensetzung des Polypenleibes aus Zellen; unterschied die drei Schichten, von denen die innere und äussere nach dem Vorgange von Huxley und Allman Entoderm und Ectoderm, die mittlere Stützlamelle späterhin genannt wurden.

Neben Leydig müssen noch eine Reihe von Autoren genannt werden, auf die histologische Entdeckungen zurückzuführen sind.

Die Muskeln sind von Kölliker[6]) entdeckt; Kleinenberg[7]) wies ihre Zusammengehörigkeit mit den Entodermzellen nach; Jickeli[8]) fand die entodermalen Muskeln. Das Vorkommen von Muskeln ist freilich schon vor Kölliker behauptet worden; was man aber dafür hielt, war nichts weniger als Muskel.

Die Bedeutung des intermediären Zellenlagers im Ectoderm hat Kleinenberg[9]) zuerst richtig gewürdigt.

Die Arbeit Jickeli's[10]) behandelt zum ersten Mal die Frage nach dem Nervensystem der Polypen des süssen Wassers.

---

1) Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Thiere; Berlin 1848, p. 52.

2) Zoolog. Anzeiger 1880, p. 454.

3) Zeitschrift f. wissensch. Zoologie Bd. 38, p. 314 sq. Tafel XIV.

4) Pfitzner, Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XXII, 1883.

5) Einige Bemerkungen über den Bau der Hydren; Müller's Archiv 1854, p. 270 sqq.

6) A. Kölliker, Icones histiologicae, II. Abth. Leipzig 1865, p. 88.

7) l. c. p. 10.

8) Morphologisches Jahrbuch VIII. Bd., p. 403.

9) l. c. p. 30.

10) l. c. p. 396.

Nesselorgane haben Ehrenberg[1]), Corda[2]) u. A. gekannt. Ihre Bildung in Zellen wies Leydig[3]) nach.

Doyère[4]) beschrieb im Jahre 1842 zum ersten Mal drei Arten von Angriffs- und Vertheidigungswaffen bei den Hydren; genau wie wir sie heutzutage gewohnt sind zu sehen; während bis dahin nur zwei derartige Apparate bekannt waren. Nur glaubte er von der dritten Art, sie stelle ein Entwicklungsstadium der grossen Nesselorgane dar. Zugleich wird die Beobachtung mitgetheilt, dass die Beute der Hydren mit den entfalteten Nesselorganen gespickt werde.

Den wahren Bau und die Entladungsweise der Nesselkapseln hat Moebius[5]) aufgedeckt.

Die anatomische Verschiedenheit von Entoderm und Ectoderm war Trembley nicht ganz unbekannt geblieben. Siebold[6]) erwähnt die Flimmerung im Entoderm; Kleinenberg[7]) hat mit Hülfe 0,25—0,05 $^0/_0$ Essigsäure die Entodermzellen isolirt und dadurch die Vorstellung Leydig's[8]) von dem elastischen Fachwerk, welches durch die verschmolzenen dicken Membranen der Zellen gebildet werde, widerlegt. Den wasserklaren Inhalt der Entodermzellen hielt Leydig für die contractile Zellsubstanz, Kleinenberg für eine wässrige Flüssigkeit oder ausserordentlich dünne Salzlösung. Die Einschlüsse der Entodermzellen sind von Kleinenberg zusammengeworfen worden; erst Jickeli[9]) erkannte Verschiedenheiten in den Zellenformen des Entoderm.

---

1) Abhandlungen der Berliner Acad. d. Wissenschaften 1836.

2) Nova Acta Acad. Leop. Carol. Tom. XVIII P. 1, p. 297 sqq. 1836.

3) l. c. p. 275.

4) Comptes rendus des séances de l'acad. d. sciences, Paris 1842, p. 429.

5) Ueber den Bau, den Mechanismus und die Entwicklung der Nesselkapseln einiger Polypen und Quallen, Hamburg 1866 (Abhdlg. d. naturw. Ver. zu Hamburg).

6) Lehrbuch d. vergl. Anatomie d. wirbellosen Thiere, Berlin 1848, p. 39.

7) Hydra p. 3 und Tafel I, Fig. 3—6.

8) Müller's Archiv 1854. Einige Bemerkungen über den Bau der Hydren. p. 270 sqq.

9) Morphol. Jahrbuch VIII. Bd., p. 403.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII—XX.

Tafel XIII.

Sämmtliche Abbildungen nach Präparaten von Hydra grisea.

Fig. 1. Eine explodirte Nesselkapsel der dritten Art mit der zugehörigen Zelle nach 24stündiger Maceration in Müller'scher Flüssigkeit. Der Zellleib endet unten breitbasig, das Stiftchen neben dem korkzieherartig gewundenen Faden nicht sichtbar. Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 2. Explodirtes Nesselorgan mit der zugehörigen Zelle nach gleicher Behandlung wie das vorige. Basis der Zelle zweizipflig ausgezogen.

Fig. 3. Zelle mit dreizipfliger Basis. Die Nesselkapsel ist ganz entfernt, so dass die restirende Zelle einer Becherzelle ähnlich sieht.

Fig. 4. Nesselzelle mit ruhendem, in ein und ein halb Spiralen zusammengelegtem Faden. (Behandlung und Vergrösserung wie bei Fig. 1.)

Fig. 5. Frisch isolirte Nesselzelle derselben Art. Protoplasma am Fuss der Zelle abgerundet, Kern sichtbar; Faden in der Kapsel aufgerollt. Aus dem Protoplasma der Zelle ragt das lange Stiftchen hervor. Vergr. Zeiss Immersion 3, Oc. II.

Fig. 6. Eine Nesselzelle derselben Art mit fadig an der Basis ausgezogenem Protoplasma. Vergr. wie in Fig. 5.

Fig. 7. Eine Nesselzelle der zweiten Art mit breiter in der Mitte ausgehöhlter und an den Kanten in Zipfel ausgezogener Basis. Das Stiftchen sichtbar. Der Faden in der Kapsel aufgerollt; sein Anfangsstück in vier Querwindungen, das Endstück in Längswindungen zusammengelegt. Präparationsmethode: 24stündige Maceration in Müller'scher Flüssigkeit. Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 8. Eine Nesselzelle wie die vorige, deren Basis in feine gespaltene Ausläufer sich fortsetzt. Behandlung und Vergrösserung wie bei Fig. 7.

Fig. 9. Eine Nesselkapsel der ersten Art, deren Faden abgebrochen ist und zum grössten Theil noch in der Kapsel steckt. Nach Einwirkung von 0,25 % Essigsäure untersucht. Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 10. Eine Nesselkapsel der ersten Art mit völlig explodirtem Faden und Hakenapparat. Frisch in Wasser untersucht. Zeiss homog. Immers. $^1/_{18}$, Oc. II.

Fig. 11 und 12. Zwei Nesselkapseln der ersten Art, von denen durch Rollen der Hakenapparat und Faden abgerissen wurde, nachdem eine völlige Entfaltung dieser Theile eingetreten war. Zur Demonstration der Grössenunterschiede der Nesselorgane von einer und derselben Kategorie bei Hydra grisea. Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 13. Eine Nesselkapsel der ersten Art, aus der die zarthäutige Röhre und der noch zusammengelegte Widerhakenapparat, sowie eine kurze Fadenschlinge hervorgetreten sind. Die kurzborstige Kuppel der

zarthäutigen Röhre steckt noch zwischen dem dolchartig zusammengelegten Widerhakenapparat, und der Faden zum grössten Theil noch in regelmässigen Windungen im basalen Theile der Kapsel, während in Fig. 9, wo der flüssige Inhalt der Kapsel durch den abgebrochenen Faden austreten konnte, die in der Kapsel restirenden Fadenschlingen wirr durcheinander liegen. Frisch in Wasser isolirt. Vergr. Zeiss homog. Immers. $^1/_{18}$, Oc. II.

Fig. 14—20. Entwicklung der Nesselkapseln und ihrer Theile in Zellen, und zwar Fig. 14—18 der ersten Art, Fig. 19 der zweiten und Fig. 20 der dritten Art von Nesselzellen.

Fig. 21. Optischer Längsschnitt durch die Stützlamelle des Fusses und der Fussscheibe nach 24stündiger Maceration in Müller'scher Flüssigkeit. Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 22. Aus einem Flächenbild des Ectoderm der Tentakel (Projection).
a eine Nesselzelle der ersten Art im Längsschnitt,
b eine solche der dritten Art im Querschnitt,
c Muskelzellenkern,
d Jickeli'sche Zellen,
e Muskelfasern.

Die Lagerung der Theile der Tiefendimension nach ist derart, dass zuerst a, b und c, dann d und schliesslich e erscheinen.

Präparation. Kurzdauernde Einwirkung von Flemming'scher Mischung, Auswaschen des Präparates, leichte Färbung in Hämatoxylin und Conservirung in verdünntem Glycerin. Vergr. Zeiss Immers. 3, Oc. II.

Fig. 23. Die Lagerung der Jickeli'schen Zellen an den Grenzen der Muskelzellen. Präparation und Vergrösserung wie bei Fig. 22. Die graden Linien bezeichnen die Grenzen von vier Muskelzellen.

Fig. 24. Das Aussehen des Polypenleibes nach Einwirkung verdünnter Säuren. Das Ectoderm in Querringel zusammengeschoben, die Nesselfäden wie ein Pilzrasen in Explosionsstellung über den Leib hinausragend. Vergr. Zeiss A, Oc. II. (Einstellung auf einen Seitenrand des Leibes.)

Fig. 25. Eine Muskelzelle mit Secretkügelchen, Kern und Muskelfaser durch 0,25 % Essigsäure isolirt. Vergr. Zeiss F., Oc. II.

Fig. 26. Flächenbild der Muskelfasern von der Innenseite her nach Abpinselung der Köpfe der Entodermzellen.

Präparation: Kurzdauernde Einwirkung 1 % Ueberosmiumsäure. Vergr. Zeiss homog. Immers. $^1/_{18}$, Oc. II.

Fig. 27—32. Intermediäre Zellen und mitotische Theilung derselben.

Fig. 27 und 28 in 0,25 % Essigsäure isolirt.

Fig. 29 desgleichen. Tonnenform der Fadenfigur und polare Anordnung der färbbaren Substanz.

Fig. 30. Fixirung durch absoluten Alcohol, Schnittpräparat.

Fig. 31. Isolation in verdünnter Flemming'scher Mischung.

Fig. 32 desgleichen. Zwei eben getheilte Zellen noch durch die Reste der unfärbbaren Fäden der Kernspindel verbunden. Vergr. Zeiss homog. Immers. $^1/_{18}$, Oc. II.

Tafel XIV.

Fig. 33. Kopfende einer Knospe von Hydra grisea, an der die gleichzeitig angelegten Tentakel nicht gleich gross sind. Beobachtung vom 2. October 1886. Rechts im Bild ist dorsal (kopfwärts zum Mutterthier), links ventral. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. Zeiss a, Oc. II.

Fig. 34. Eine Hydra fusca aus dem Monat November mit einer an der Grenze von Magentheil und Fuss gesprossten Knospe, die zwei laterale Tentakel besitzt. Alcoholpräparat. Vergr. Zeiss a, Oc. II.
NB. Der Leib des Mutterthieres ist in Folge der starken Contraction quergeringelt. Ein Tentakel ist in der Mitte seiner Länge etwas stark aufgetrieben und an dieser Stelle wie durchschnürt.

Fig. 35. Hydra fusca mit Knospe, an der zu den beiden lateralen Tentakeln noch ein dorsaler eben hinzugekommen ist. Alcoholpräparat. Vergr. Zeiss a, Oc. II.

Fig. 36. Hydra fusca. Tentakel abgeschnitten. Knospe an der Grenze von Leib und Fuss. Die Tentakel der Knospe folgen sich der Länge nach geordnet: zwei laterale, ein proximaler oder dorsaler, ein distaler oder ventraler, zwei paramedial und dorsal eben hervorsprossende Arme. Alcoholpräparat. Vergr. Zeiss a, Oc. II.

Fig. 37. Kopfende einer Hydra grisea, der fünf Tentakel abgeschnitten worden sind; die Stümpfe desselben am Mundringe erhalten. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. Zeiss a, Oc. II.

Fig. 38—46. Zur Regeneration der Tentakel von Hydra fusca. Am 30. November 1886 waren drei verschiedene Stücke vom Mundringe und den anhaftenden Tentakeln sowie ein Tentakel ohne Basis abgeschnitten worden. Diese vier Theile sind in Fig. 38, 39, 40 und 41 in ihrem Aussehen vom 2. Dezember 1886 dargestellt.

Fig. 42 ist die Weiterentwicklung von Fig. 39 am 6. Dezember.

Fig. 44 die desselben Stückes am 7. Dezember 1886.

Fig. 43 stellt die Veränderung von Fig. 38 am 6. Dezember und

Fig. 45 die desselben Theilstückes am 7. Dezember 1886 dar.

Fig. 46 Aussehen des in Fig. 40 abgebildeten Stückes am 7. Dezember 1886. Die Figg. 38—46 sind sämmtlich nach dem Leben bei Zeiss a, Oc. II gezeichnet.

Fig. 47. Mit Silberdraht fixirter Polyp (Hydra grisea) 3 Tage nach geschehener Umstülpung (5. Juni 1885). Die normale Lagerung von Ectoderm und Entoderm ist wieder eingetreten. Nach dem Leben gezeichnet bei Zeiss a, Oc. II.

Tafel XV.

Fig. 48. Eine in Flemming'scher Mischung abgetödtete Hydra fusca zu Anfang November mit bucklig über das Niveau des Ectoderm hinausragenden Geschlechtsproducten. Vergr. Zeiss a, Oc. II.

Fig. 49. Ectoderm einer Hydra fusca zu Anfang November. Von den Geschlechtsdrüsen äusserlich nichts sichtbar. Die intermediären Zellen in „maulbeerförmiger Theilung." Präparation: Flemming'sche Mischung, Auswaschen, Alcohol, Färbung in Hämatoxylin, Schnitte nach Celloidineinbettung. Vergr. Zeiss F, Oc. I.

Fig. 50. Schnitt durch eine Geschlechtsdrüse von Hydra fusca zu Anfang November. Die intermediären Zellen sind zu Paqueten gruppirt, die noch durch die atrophirenden basalen Enden der Muskelzellen auseinandergehalten werden. Vereinzelte Nesselzellen liegen noch dicht unter der Cuticula im Ectoderm. Die Muskelkerne liegen hoch in den Interstitien der intermediären Zellensäulen. Nach den Seiten zu ist das Ectoderm normal beschaffen. Präparation: Flemming'sche Mischung, Hämatoxylin. Vergr. Zeiss CC, Oc. II.

Fig. 51. Zellen einer Geschlechtsdrüse von Hydra fusca zu Anfang November in mitotischer Theilung. Präparation: Flemming'sche Mischung, Hämatoxylin, Damarlack. Vergr. Zeiss Immers. 3, Oc. II.

Fig. 52. In 0,25 % Essigsäure isolirte Muskelzelle von Hydra viridis mit zwei basal gelegenen und von dem Protoplasma der Zelle umhüllten Muskelfasern.

Fig. 53. In 20fach verdünnter Flemming'scher Mischung isolirte Muskelfaser von Hydra viridis mit anliegender Kugel intermediärer Zellen.

Fig. 54. Eine in 0,25 % Essigsäure isolirte Muskelfaser von Hydra viridis aus dem im Wachsen begriffenen Eierstock.

Fig. 55. Eine in Flemming'scher Mischung isolirte Muskelzelle von Hydra viridis mit mehreren Muskelfasern und basalen die Stützlamelle perforirenden Fortsätzen.

Fig. 56. Isolirte Zelle von Hydra grisea (Sinneszelle?).

Fig. 57. Isolirte Zelle von Hydra grisea (Ganglienzelle?).

Fig. 58. In Wasser isolirte, in der Entwicklung begriffene Nesselzelle (I. Art) von Hydra grisea. Der Faden noch nicht in die Kapsel eingestülpt. Der Kern mononucleolär. Vergr. Zeiss Immers. 3, Oc. II.

Fig. 59. Nach dem Leben gezeichnete Nesselzelle (II. Art) von Hydra grisea mit Stiftchen, Protoplasma, Kern und in die Kapsel eingestülptem Faden. Der Faden ist zuerst dünnhäutig, dann glänzend und in vier Quer-, darauf in Längswindungen von geringerer Dicke und vermindertem Glanze aufgerollt. Vergr. Zeiss Immers. 3, Oc. II.

Tafel XVI.

Fig. 60. Unteres Ende einer Hydra viridis bei Zeiss a, Oc. II nach dem Leben im optischen Längsschnitt gezeichnet am 1. Juli 1885, nach-

dem Tags zuvor an dem isolirten Polypen das Ovarium als eine ganz flache Erhebung über der hier bauchig aufgetriebenen Leibeswand gesehen worden war. Das Ovarium ist eine verdickte Stelle im farblosen Ectoderm; die Auftreibung des Entoderm unter ihm ist stark pigmentirt. In der Gegend des Fusses ist eine Einschnürung sichtbar, die am 2. Juli noch tiefer geworden war.

Fig. 61. Eine in 0,25 % Essigsäure abgetödtete Hydra viridis mit Hoden dicht unter den Tentakeln und einem Ovarium, das zu zwei Drittel den Leib etwa wie ein im Reif zerschnittener Siegelring umgibt. In dem Ovarium lag ein strahliges Ei mit wenig Chlorophyll, das sich bei schwacher Vergrösserung äusserlich noch nicht erkennen liess. Ovarium und Hoden heben sich in der Essigsäure namentlich bei auffallendem Licht als weisse Massen von der Umgebung ab, wo das Entoderm durch die dünne Lage des Ectoderm farbig durchschimmert. Vergr. Zeiss a, Oc. II.

Fig. 62. Eine in 0,25 % Essigsäure abgetödtete Hydra vir. mit weiter entwickeltem Ovarium, dessen weisse Grundfarbe von dem reichlicher darin enthaltenen Chlorophyll grün getüpfelt ist. Das Ovarium hat zackige Fortsätze und concentrirt seine Substanz, so dass nicht mehr $^2/_3$ des Leibesumfanges von ihm bedeckt sind. Die Hoden sind unterhalb der Tentakel gelegen und als weisse Knötchen sichtbar. In dem Ovarium lag ein stark gelapptes Ei, dessen grösster Durchmesser parallel der Queraxe des Thieres gelagert war, voller „Pseudozellen“ und Chlorophyll (Algen). Das Keimbläschen war in die Höhe gehoben, rund, mit zahlreichen Keimflecken versehen und nahe der äusseren Oberfläche des Eies gelegen. Vergr. Zeiss a, Oc. II.

Fig. 63 und 64. Nach dem Leben gezeichnet zur Demonstration des Ueberganges der geflügelten Form des Ovarium in die runde.

Fig. 63. Hydra viridis mit weissem, grün getüpfelten, die halbe Peripherie der Körpermitte umgreifendem Ovarium. Ueber das Ovarium hinweg zieht das Ectoderm noch in ziemlicher Mächtigkeit. Das Keimbläschen des Eies ist rund und an der äusseren Peripherie gelegen. Die ganze Oberfläche des Eies ist gerieft; die Erhabenheiten laufen in die seitlichen flügelartigen Fortsätze des Eies aus. Nach fünf Stunden hat das Ei die Form wie sie in

Fig. 64 dargestellt ist. Das Ovarium ist ganz in die Bildung des Eies aufgegangen, das sich stark zusammengezogen hat und kuglig über die nur noch schmale Anheftungsstelle am Leibe hervorragt. Am folgenden Morgen, 22 Stunden nach Beginn der Beobachtung, cf. Fig. 63, ist das Ei vom Ectoderm befreit und mit einer feinen Cuticula umgeben, ungefurcht.

Fig. 65. Eine in 0,25 % Essigsäure abgetödtete Hydra viridis mit sechs sichtbaren Hoden und einem nackten Ei, von dem sich eben das Ectoderm in Form eines Polsters zurückgezogen hat. Vergr. Zeiss a, Oc. II.

Fig. 66. Eine in 0,25 % Essigsäure abgetödtete Hydra viridis mit zwei prall gefüllten Hoden dicht unter den Tentakeln, einem links tiefer gelegenen fast völlig entleerten Hoden und einem einmal gefurchten Ei, das von dem Eiträger gehalten und von einer durchsichtigen zarten Cuticula, der Dotterhülle, umgeben wird. Vergr. Zeiss a, Oc. II.

Fig. 67. Hydra viridis nach dem Leben gezeichnet. Unter den Tentakeln die mammaartigen Hoden mit peripher gelagerten reifen Samenfäden. In der Leibesmitte haftet an dem Eiträger ein in brauner Schale befindliches gefurchtes Ei; darunter sprosst eine Knospe hervor mit fünf Armen.

Fig. 68. In 0,25 % Essigsäure abgetödtete Hydra viridis mit drei grossen und zwei kleinen Hoden, sowie dem leeren Eiträger. Das Ei ist abgefallen. Vergr. Zeiss a, Oc. II.

Fig. 69. In 0,25 % Essigsäure abgetödtete Hydra viridis mit zwei kleinen Hoden und einer fünfarmigen Knospe, deren Leibesraum noch mit dem des Mutterthieres in Zusammenhang steht. Vergr. Zeiss a, Oc. II.

Tafel XVII.

Fig. 70. Aus einem in 0,25 % Essigsäure macerirten Ovarium von Hydra viridis vom 25. Juni 1885. Das Ovarium selbst stellte eine flache Erhabenheit des Ectoderm unterhalb der reifen Hoden dar und bestand aus vielen Zellen, deren einige die Abbildung zeigt, und den beiden grossen Zellen: den jungen Eiern. Für gewöhnlich ist nur eine Eizelle auch in der Anlage vorhanden. Der Kern des Eies zeigt ein grosses glänzendes Kernkörperchen und ein deutliches Fadengerüst. Im Eiprotoplasma noch kein Chlorophyll (Algen). Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 71. In 0,25 % Essigsäure isolirtes Ei von Hydra viridis am 24. Juni 1885. Das Keimbläschen hat eine derbe Membran, zwei glänzende, färbbare Keimflecke und zwischen beiden eine matte, nicht färbbare Kugel. — Nebenkeimfleck. — Der Dotter ist mit seiner grössten Ausdehnung zur Queraxe des fructificirenden Polypen gerichtet und besteht aus einem netzartig angeordneten Protoplasma mit glänzenden kleineren und grösseren eingelagerten Kügelchen. Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 72—74. Ei und feinerer Bau desselben bei Hydra viridis.

Fig. 72. Ein in 0,25 % Essigsäure isolirtes, gelapptes Ei mit Chlorophylleinlagerung (Algen). Vergr. Zeiss CC, Oc. II.

Fig. 73. Das Keimbläschen dieses Eies mit fünf Keimflecken und einer matten Kugel. Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 74. Die netzartige Structur des Eiprotoplasma und die glänzenden eingelagerten Körnchen, sowie die eingewanderten Algen. Unten links im Bild ist eine Eierstockszelle mit den Protoplasmafortsätzen des

Eies in Verbindung (Verdauung). Vergr. Zeiss homog. Immers. $^{1}/_{18}$ Oc. II.

Fig. 75—78. Ein in 0,25 % Essigsäure isolirtes Ei von Hydra viridis, weiter entwickelt als in Fig. 72—74.

Fig. 75. Das Ei und seine Form bei Zeiss CC, Oc. II.

Fig. 76. Das Keimbläschen mit vielen Keimflecken bei Zeiss F, Oc. II.

Fig. 77. Protoplasma des Eies und Einlagerungen — grüne Algen, kleine und im Verhältniss zu Fig. 74 vergrösserte glänzende farblose Körner — Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 78. Eine Eierstockszelle aus dem in Fig. 75 abgebildeten Entwicklungsstadium des Eies von Hydra viridis. Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 79. Optischer Durchschnitt durch ein in 32 Furchungskugeln getheiltes Ei von Hydra viridis. a Furchungshöhle, b Perivitellin, c glashelle Dotterhülle. Vergr. Zeiss A, Oc. II.

Tafel XVIII.

Fig. 80. Eiperipherie von Hydra viridis mit aussen angelagerten abgeplatteten Ectodermmuskelzellen. Das Keimbläschen hat viele Keimflecke, unter denen einer sich durch seine Grösse hervorthut. Im feinkörnigen Protoplasma des Eies liegen die „Pseudozellen und grünen Algen“. Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 80 a und b. Algen aus den Entodermzellen von Hydra viridis, Ende Dezember, frisch. Vergr. Zeiss homog. Immers. $^{1}/_{18}$ Oc. II. Fig. 80 c—k bei Zeiss homog. Immers. $^{1}/_{18}$ Oc. III, Fig. 80 d Alcohol-Hämatoxylin, die übrigen frisch.

Fig. 81. Schnitt durch einen in Flemming'scher Mischung erhärteten grünen Polypen in der Gegend des Eies. Rechts im Bild drei Entodermzellen; an einer derselben sind die Cilien im Schnitt erhalten. Dann folgt die Stützlamelle, zu deren Seiten die Algen sich finden die von den Entodermzellen her in's Ei einwandern. Das Eiprotoplasma, fein netzförmig angeordnet mit eingelagerten, durch Osmiumsäure geschwärzten kleinen Körnchen, einer „Pseudozelle“ und mehreren Algen ist durch eine Scheidewand in zwei Abtheilungen gebracht und in der Figur nur zu einem kleinen Bruchtheil dargestellt. Auf das Ei folgen links im Bild die in Resorption befindlichen Ovarialzellen mit denselben in Osmiumsäure geschwärzten Körnchen, wie sie im Ei sich finden. Vergr. Zeiss homog. Immers. $^{1}/_{18}$ Oc. II.

Fig. 82. Eine Furchungskugel von Hydra viridis mit central gelagertem Kern, radial geordnetem Protoplasma, eingelagerten Algen und Pseudozellen. Vergr. Zeiss F, Oc. II. NB. In Fig. 81 u. 82 ist der Bau der Algen nicht dargestellt, dieselben sind nur grün colorirt.

Fig. 83. Eine Muskelzelle mit angelagerter Ovarialzelle von Hydra viridis.

Fig. 84. Eine Muskelzelle von Hydra viridis aus einem weniger weit entwickelten Ovarium von Hydra viridis.

Fig. 85. Eine Nesselzelle der ersten Art von Hydra viridis.

Fig. 86 und 87. In Essigsäure isolirte intermediäre Zellen von Hydra viridis mit Stadien der mitotischen Kerntheilung. Zeiss homog. Immers. $^1/_{18}$, Oc. II.

Fig. 88. Eine intermediäre Zelle von Hydra viridis mit zwei Nucleolen im Kern. (Nach Pfitzner ein vorbereitendes Stadium der Mitose.) Zeiss homog. Immers. $^1/_{18}$, Oc. II.

Fig. 89. Eine abortive Nesselzelle von Hydra grisea, frisch; Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Tafel XIX.

Fig. 90, 91, 92, 93, 94, 96, 97 zum Versuch vom 14. Mai 1885. Längstheilung eines kopf- und fusslossen grauen Polypen (Hydra grisea) in 5 Stücke.

Fig. 90 und 91 Zustand zweier Theile 15 Minuten nach der Theilung.

Fig. 92. Ein Stück 30 Minuten nach der Theilung.

Fig. 93, 94, 96, 97. Vier Theilstücke am folgenden Tage.

Fig. 95, 98, 99, 100 und 101 zum Versuch vom 5. Mai 1885. Regeneration kleiner quadratischer Stücke des Polypenleibes.

Fig. 95. Ein Stück am 6. Mai zu einem Hohlcylinder geschlossen.

Fig. 98—101. Veränderungen desselben Stückes vom 6.—11. Mai 1885.

Fig. 98 vom 6. Mai 1885. Langer Hohlcylinder oben und unten geschlossen; innen Entoderm, aussen Ectoderm.

Fig. 99 vom 7. Mai 1885. Ein Tentakel bricht hervor.

Fig. 100 vom 8. Mai 1885. Der zweite Tentakel erscheint.

Fig. 101 vom 11. Mai 1885. Es sind vier Tentakel gebildet. Am 13. Mai 1885 hat der neugebildete Polyp fünf Arme und kann sich mit seinem Fuss wieder festheften. Der Polyp der Fig. 101 war bewegungsfähig, hatte aber weder Mundöffnung noch Fussscheibe.

Fig. 102. Eine eben umgestülpte Hydra grisea. Das Entoderm des Gastralraumes liegt aussen. Man sieht in die Höhlungen der Arme hinein.

Fig. 103. Querschnitt durch eine eben umgestülpte und in Flemming'scher Mischung erhärtete Hydra grisea bei Zeiss A, Oc. II. Das ungefärbte Ectoderm liegt innen; es folgt die Stützlamelle und aussen das evêrtirte gefärbte Entoderm.

Fig. 104. Hydra grisea mit abgeschnittenem Mundring 20 Minuten nach der Umstülpung und Befestigung auf einem feinen Silberdraht. Vorn stülpt sich das Ectoderm grob mechanisch zurück; an den Stichwunden zieht es mit zackigen Grenzen in dünner Schicht über das gefärbte und durch die stattgehabte Umstülpung nach aussen verlagerte Entoderm hinweg. (Versuch vom 13. Mai 1885.) Nach dem Leben gezeichnet bei Zeiss a, Oc. II.

Fig. 105. Feiner Schnitt durch eine vor $7^1/_2$ Stunden umgestülpte Hydra grisea bei auffallendem Licht. Im Schnitt ist die Stelle der beiden Stichkanäle, durch welche der fixirende Draht gezogen war, ge-

troffen. Der mittlere Spalt stellt somit die beiderseitig nach aussen geöffnete, künstlich geschaffene Leibeshöhle dar, die von hellem Ectoderm begrenzt ist. Zu den Stichöffnungen kommt das Ectoderm hervor und kriecht über dieselben hinaus auf das gefärbte, aussen gelagerte Entoderm, in dem Hohlräume sich finden, rechts zwei und links einer. Vergr. Zeiss a, Oc. II.

Fig. 106. Feiner Schnitt durch eine vor drei Stunden umgestülpte Hydra grisea unterhalb der Stichwunden des befestigenden Drahtes. Innen das helle Ectoderm dick gewulstet, eine kleine Lichtung begrenzend. Auf das Ectoderm folgt die Stützlamelle, dann das von Höhlen und Spalten durchsetzte farbige Entoderm und oben und unten im Schnitt zu äusserst ein Meniscus von ungefärbtem Ectoderm. Vergr. Zeiss A, Oc. II.

Fig. 107. Aus einem Querschnitt durch eine vor fünf Stunden umgestülpte und mit Draht befestigte Hydra grisea. Präparation: Flemming'sche Mischung, Hämatoxylin, Celloidin. Vergr. Zeiss F, Oc. I.
Unten im Bild liegt die durch die Umstülpung künstlich geschaffene Leibeshöhle, umgeben von den Nessel- und Muskelzellen des Ectoderm; darauf folgen die Querschnitte der Muskelfasern des Ectoderm, die Stützlamelle, das von einer Höhle durchsetzte Entoderm und zu äusserst oben wieder an zwei Stellen Stützlamelle und Ectoderm.

Tafel XX.

Fig. 108. Schwanzgriffel eines von Hydra grisea gefangenen Cyclops. Um die feinen Haare und Borsten sind die kurzen Fäden der dritten Art von Nesselzellen gewunden; in dem mit Weichtheilen erfüllten breiten Theile des Griffels steckt eine Nesselzelle der ersten Art. (NB. In allen Fällen, wo eine explodirte Nesselkapsel der ersten Art an der Beute mit dem Faden haftet, liegt der Widerhakenapparat sicher ausserhalb der Haut, wie hier abgebildet.) Vergr. Zeiss CC, Oc. III.

Fig. 109. In 20fach verdünnter Flemming'scher Mischung isolirte Zelle mit verästigten Fortsätzen aus dem Entoderm von Hydra grisea. Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 110. Zellengruppe des Entoderm von Hydra grisea in 0,25 % Essigsäure isolirt. An den grossen mit farbigen und krystallinischen Einlagerungen in Bläschen versehenen Zellen sind die Cilien nicht erhalten, wohl die basalen Fortsätze, welche die Stützlamelle durchbohren. In diesen Zellen liegen auch die blassen, Farbstoffe begierig aufnehmenden Körner. Die „Drüsenzellen" sind mit glänzenden Körnchen erfüllt dargestellt, wie sie sich frisch präsentiren; der Fuss dieser Zellen ist zu einer Spitze ausgezogen. Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 111. Isolirte Zelle des Entoderm von Hydra grisea. Vergr. Zeiss F, Oc. I.

Fig. 112. Kopf einer gefärbten Entodermzelle von Hydra grisea mit zwei Wimpern — nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 113. Isolirte verästigte Entodermzelle von Hydra grisea. Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 114. Hydra grisea $7^1/_2$ Stunden bei 20° C. nach der Umstülpung. Unterhalb der Tentakel die Oeffnung, durch welche der Silberdraht zur Verhütung der spontanen Zurückstülpung gelegt war. In Flemming'scher Mischung und Alcohol gehärtet. (Vergl. Fig. 105 nach einem feinen quer durch den hier dargestellten Polypen in der Höhe der Stichkanäle gelegten Schnitt gezeichnet.)

Fig. 115. Köpfe von Entodermzellen der Hydra grisea nach dem Leben gezeichnet. Links eine entleerte „Drüsenzelle", in der blos das protoplasmatische Netzwerk verblieb. In der Mitte eine mit gefärbten und blassen Einlagerungen erfüllte Zelle, deren Cilien sich bewegen. Das Protoplasma erscheint im breiten Kopfsaum fein punktirt; darunter die grosse Zellhöhle. Rechts im Bild eine flimmernde mit glänzenden Granula erfüllte „Drüsenzelle".

Fig. 116. Längsschnitt durch den Fusstheil von Hydra grisea. Im Ectoderm sind der Einfachheit halber nur die Muskelzellen gezeichnet. In der Mitte der Fussscheibe ist die einfache Lage der Klebzellen, wie ein Pfropf, in ein Loch der hier im Uebrigen verdickten Stützlamelle hineingezogen. Im Entoderm liegen vorzugsweise die gefärbten Muskelzellen und spärliche Drüsenzellen. Die Muskelfasern des Entoderm erkennt man einwärts von der Stützlamelle als eine zarte Punktreihe. (Die Muskeln des Ectoderm treten an dünnen Längsschnitten nicht hervor.)

Fig. 117. Aus dem Fuss von Hydra fusca. Zwischen den Muskelzellen des Entoderm deutlich kleine Kerne sichtbar, um die herum zuweilen auch ein protoplasmatischer Bezirk abgegrenzt werden kann. In den Muskelzellen directe Kerntheilung. Präparation: Flemming-sche Mischung, Alcohol, Hämatoxylin. Vergr. Zeiss F, Oc. I. (Die Cilien der Zellen nicht erhalten.)

Fig. 118 u. 119. Isolirte verästigte Entodermzellen. Verdünnte Flemming'sche Mischung. Vergr. Zeiss F, Oc. II.

Fig. 120. Lang ausgezogene Entodermmuskelzelle von Hydra grisea nach Maceration in 0,25 % Essigsäure. Muskelfasern und perforirende Fortsätze an der Basis der Zelle.

Fig. 121. Schnitt durch einen Polypen zwei Tage nach der Umstülpung. Lagerung der Schichten normal. Im Entoderm an einigen Stellen noch Höhlungen neben dem Hauptmagenraum. Vergr. Zeiss A, Oc. II.

Fig. 122. Querschnitt durch die Kuppen der Entodermzellen von Hydra grisea zur Demonstration des Vorkommens von vier Zellformen, von denen die eine als protoplasmatischer Reif, einen Hohlraum einschliessend, die Muskelzellen darstellt; die mit Granula gefüllten und die filigranartig gezeichneten Querschnitte verschiedene Zustände der „Drüsenzellen" wiedergeben und die in den kleinen dreieckigen Spalten zwischen den übrigen Zellen gelegenen Kerne die dritte Art von Zellen anzeigen.

Ueber die Ausdehnung des Schmelzorganes und seine Bedeutung für die Zahnbildung.

Von

Dr. **A. v. Brunn,** Professor in Rostock.

I. Theil.

Hierzu Tafel XXI und XXII.

Neue Untersuchungen über die Vorgänge bei der Zahnentwickelung haben mir das überraschende Resultat ergeben [1]), dass das Schmelzorgan sich an dem in der Entwickelung begriffenen Zahne nicht blos soweit erstreckt als sich später Schmelz bildet, sondern vielmehr über die Schmelzgrenze hinaus wuchernd nach und nach den gesammten Zahnkeim bis zu der resp. den Wurzelspitzen hin überkleidet. Und zwar verhält sich zeitlich das Vordringen des Schmelzorganes in diesen Regionen zur Differenzirung der bekannten Theile des Dentinkeimes ganz so wie bei der Bildung der ersten Anlage des Zahnes: das Vordringen des Schmelzorganes ist das Primäre, es erreicht eine Stelle zuerst; dann erst bildet sich an seiner inneren Seite die die Ablagerung des Dentins einleitende Odontoblastenlage aus. Der Schmelzkeim erscheint demnach als dasjenige Gewebe der Zahnanlage, welches für die Form des späteren Zahnes bestimmend wirkt.

In dem vorliegenden Aufsatz gebe ich die Thatsachen an, welche mich bewogen haben, vorstehende Sätze auszusprechen, und zwar zunächst betreffs der Säugethiere. In einer späteren Arbeit sollen dann die Verhältnisse bei den übrigen zahntragenden Wirbelthieren besprochen werden.

1) Dasselbe wurde bereits in der anat. Section der 59. Versammlung deutsch. Naturf. u. Aerzte zu Berlin mitgetheilt.

Es kommen hier zur Besprechung:

1) die mit unvollkommener Schmelzdecke versehenen Kauflächen der Mahlzähne der Ratte (Mus decumanus);

2) die Schneidezähne der Nagethiere;

3) die Wurzeln der einwurzeligen Zähne, sowie die der Kaufläche abgewendete Fläche der Krone und die Wurzeln der mehrwurzeligen Mahlzähne.

1. Die mit unvollkommener Schmelzdecke versehenen Kauflächen der Mahlzähne bei der Ratte.

Die sämmtlichen Backzähne der Wanderratte und zwar sowohl der grauen Urform [1]) wie der weissen Varietät, welche letztere ich bei den vorliegenden Untersuchungen hauptsächlich benutzt habe, besitzen die Eigenthümlichkeit, dass sie auf den Höhen der quer über die Kaufläche laufenden Riffe schmelzfrei sind (s. Fig. 5); der Schmelz hört rings um die Firste plötzlich mit nur wenig abgerundetem Rande auf, so dass das Zahnbein schon unmittelbar nach dem Durchbruch des Zahnes frei zu Tage liegt. Diese Stellen sind nun aber während der Entwickelung keineswegs frei von Schmelzepithel: dasselbe überzieht sie vielmehr ebensogut wie die sich mit Schmelz bedeckenden Gegenden, wenn auch die Zellformen an beiden Stellen etwas differiren. Von Anfang an nämlich blieben die Zellen des inneren Schmelzepithels an den in Rede stehenden Stellen im Wachsthum zurück, sodass man danach schon zu einer Zeit in der die Schmelzabscheidung noch gar nicht begonnen hat, mit Sicherheit die Stellen, an denen sich solcher überhaupt nicht bilden wird, erkennen kann. Um dies durch Zahlen zu belegen führe ich an, dass bei der neugebornen Ratte, deren Backzähne sich in dem genannten Stadium befinden, die Höhe der später Schmelz liefernden cylindrischen Zellen 0,04—0,05 mm beträgt, während die auf den fraglichen Stellen sitzenden, ebenfalls deutliche Cylinderform zeigenden nur 0,026 mm messen. — Dieselben Höhenverhältnisse erhalten sich dann während der Schmelzablagerung (Fig. 5) und werden also bis gegen die Zeit des Durchbruches der Zähne gefunden. In der diesem unmittelbar

1) Ueber dieselbe habe ich bereits in diesem Archiv Band XVII berichtet.

vorausgehenden Periode ändert sich die Beschaffenheit des Epithels, indem mit seiner räumlichen Annäherung an das Epithel der Oberfläche eine Umwandlung in mehrschichtiges Plattenepithel stattfindet, wie solches an den betreffenden Stellen eines Schnittes in meiner oben citirten früheren Mittheilung gezeichnet ist. Endlich kommen die beiden Epithelien bis zur Berührung, es existirt ein Moment, in dem man die Grenze beider nicht mehr feststellen kann und zum Schluss durchbohrt der Zahn, von den ihn unmittelbar bedeckenden Zellenlagen bekleidet, das Oberflächenepithel.

2. Die Schneidezähne der Nagethiere.

Es sind diesen Zähnen bekanntlich drei Besonderheiten eigen. Erstens haben sie ein unbegrenztes Wachsthum, indem sie den durch die fortwährende bedeutende Abschleifung bedingten Substanzverlust gleichzeitig durch Neubildung ersetzen. Zweitens besitzen sie nur an ihrer Vorderfläche Schmelz, entbehren desselben dagegen vollständig an der Hinterfläche und dem grösseren hinteren Theile der Seitenflächen; die Folge davon ist, dass die vordere härtere Wand dem Abschleifen mehr Widerstand entgegensetzt und somit die Zähne hier eine sehr scharfe Schneide haben. — Ich kann diesen bekannten Daten noch hinzufügen, dass auch die Spitzen dieser Zähne beim Durchbruch schmelzfrei sind; freilich aber beginnt der Schmelz so nahe der Spitze (s. Fig. 1), dass schon eine sehr kurze Zeit der Abschleifung genügen wird um das bekannte gewöhnliche Bild herzustellen. Drittens fehlt ihnen das, was man bei anderen Zähnen Wurzel nennt, sie stellen nur eine mächtige Zahnkrone dar.

Der Umstand, dass hier also auch schmelzfreie Kronentheile da sind, legte es nahe, diese Stellen den besprochenen der Mahlzähne an die Seite zu stellen und daran zu denken — ich sprach die Vermuthung schon in meiner citirten früheren Notiz aus — dass vielleicht auch diese Flächen in früheren Entwickelungsstadien einen Ueberzug von Schmelzepithel besässen, welches aber nicht zur Schmelzbildung käme. Diese Erwartung hat sich bei der Untersuchung von Embryen und Thieren aller Altersstufen vollauf bestätigt.

Bei einem Rattenembryo von 28 mm Scheitelsteisslänge zeigt sich die Zahnbildung in folgender Weise (s. Fig. 4). Der Keim

des oberen Nagezahnes unterscheidet sich in keiner Weise von dem eines gewöhnlichen Schneidezahnes, — z. B. des Menschen. Er besitzt ein kappenförmiges Schmelzorgan, dessen Ausbreitung an der hinteren und vorderen Fläche ganz gleich ist, an welchem Unterschiede in dem Aussehen der später schmelztragenden Fläche gegenüber der schmelzlosen gar nicht erkennbar sind. Die Anlage seines Gegenüber ist schon etwas weiter entwickelt und repräsentirt ein Stadium, welches kurze Zeit später auch von dem oberen Schneidezahn erreicht wird. Hier sind Vorder- und Hinterfläche in dreierlei Hinsicht verschieden: erstens hat das Epithel der Vorder- resp. Unterfläche bereits deutlich die Form der späteren Zeit angenommen, die Zellen der unteren Lage sind cylindrisch geworden, also zu dem inneren Schmelzepithel, während die der äusseren Lagen rund sind; zweitens ist das Epithel derselben Fläche dicker, namentlich am hinteren Rande, der bereits deutlich die Form des von Mac Gillavry[1]) sogenannten Glasursackes (Glasuurzagje) aufweist, was auf starke Zellenvermehrung hinweist; drittens endlich reicht das Schmelzorgan an der oberen hinteren Fläche (Fig. 4 SE*) weniger weit nach Hinten als an der Vorderseite. Letzteres bedeutet nun aber nicht etwa, dass diese Partie SE* in Zukunft nicht mehr weiter wachse und etwa auf absolut derselben Grösse stehen bleibe; vielmehr erhält sich die Form des hinteren Randes des gesammten Schmelzorganes nun definitiv so: von den Grössenverhältnissen abgesehen finden wir sie so noch an den Zähnen späterer Entwickelungsstadien und erwachsener Thiere (s. Fig. 2 von der neugebornen, Fig. 1 von der halbwüchsigen Ratte).

Die weiteren Veränderungen des Zahnkeimes bei älteren Individuen als dem von welchem Fig. 4 stammt, sind nun folgende. Zunächst tritt weiteres Wachsthum ohne Formänderung ein; dann differenziren sich aus dem bisher rundzelligen Dentinkeim an der Innenfläche des Schmelzorganes Odontoblasten und reichen fast, aber nicht ganz so weit nach Hinten als dieses. Darauf erfolgt von Seiten dieser Zellenlage die Bildung des Zahnbeines und während sodann durch die unterdessen noch höher gewordenen Schmelzzellen an der Vorderfläche des Zahnes die Deposition des Schmelzes

1) De snijtanden van Mus decumanus. Vers. en mededed. der kon. Akademie v. Wetensch. II. R. 9. Amsterdam 1876.

beginnt, geht an der Hinterfläche und dem hinteren Theile der Seitenflächen eine sehr eigenthümliche Veränderung mit dem dort befindlichen Schmelzepithel vor sich. Dasselbe wird nämlich mit Ausnahme des am weitesten nach Hinten gelegenen Theiles (Fig. 1 SE*) von Bindegewebe durchwachsen, welches vom Knochen bis zur oberflächlichsten Schicht des neugebildeten Dentins geht und die Verbindung beider herstellt, das Alveolodentalperiost, AP Fig. 1. Der Vorgang ist im Einzelnen folgender. Das unterdessen sehr niedrig gewordene, nur noch zweischichtige und in beiden Schichten aus platten Zellen bestehende Epithel dieser Gegenden wird zuerst von vereinzelten, von aussen herantretenden spindelförmigen Zellen durchsetzt, die alsbald in grösserer Menge auftreten und denen bald auch zahlreiche Bindegewebsfasern folgen. Das ursprüngliche Aussehen des Epithels muss dadurch ein total anderes werden: statt des geschlossenen Epithelstratums sehen wir alsbald nur noch einzelne grössere oder kleinere Nester von Zellen, hie und da einzelne Zellen, — alle durch Bindegewebe voneinander getrennt, häufig auch wegen der annähernd senkrecht zur Zahnoberfläche stehenden Richtung der Bindegewebsfasern in ihrer Form verändert und auch in derselben Richtung verlängert — ein Bild, wie es (wenn auch von einem Backzahn) auf Fig. 7 bei SE*** sichtbar ist. Schliesslich kommt es soweit, dass nirgends mehr die Epithelzellen als solche erkennbar sind, dass man sie von Bindegewebszellen nicht mehr zu unterscheiden vermag. Es ist ein Durchwachsungsprocess eines Epithels durch Bindegewebe, wie er im Thierkörper, soweit mir bekannt, nur noch bei der Bildung des Corpus luteum zwischen den epithelialen Granulosazellen und dem Bindegewebe der Theca folliculi vorkommt.

Was nun den am hinteren Rande übrigbleibenden Theil des Schmelzorganes (Fig. 1 SE*) betrifft, so haben dessen Elemente im Wesentlichen dieselbe Beschaffenheit, wie sie soeben von dem der Durchwachsung anheimgefallenen Theile geschildert wurde und wie sie der Querschnitt Fig. 3 zeigt. Nur in der Nähe des hinteren Randes, da wo die beiden Lagen des Epithels ineinander umbiegen, ist die an die Form des inneren Schmelzepithels erinnernde Cylinderform der inneren Zellenlage deutlich wahrnehmbar, wie Fig. 2 erkennen lässt. Dieser Umschlagsrand ist stets der am weitesten nach Hinten reichende Theil des gesammten

Zahn- und Zahnbildungsgewebes, — speciell reicht er stets eine Strecke weiter nach Hinten als die äusserste Grenze des Odontoblastenlagers.

In diesem Zustande bleibt das Schmelzorgan des Schneidezahnes der Ratte — und, wie ich nach Untersuchungen am Meerschweinchen und Kaninchen hinzufügen kann, auch anderer, wahrscheinlich aller Nagethiere — während des ganzen Lebens. Man bekommt demnach, wenn man Querschnitte durch den Schneidezahn eines erwachsenen Thieres macht, sehr verschiedene Bilder. Aus dem tiefsten Theile des Zahnes (entsprechend etwa der Linie xy bei Fig. 1) solche wie Fig. 3, wo das Schmelzepithel die ganze Zahnanlage umhüllt und in dem Bereiche wo weiter vorn Schmelz ist, hohe cylindrische Zellen SEi der inneren Schicht zeigt, während dort wo vorn der Schmelz fehlt seine Zellen äusserst niedrig sind und an den Grenzen der beiden Abtheilungen ein deutlicher allmählicher Uebergang stattfindet. Querschnitte des grösseren vorderen Theiles des Zahnes dagegen würden nur an der Vorderfläche und den nächstbenachbarten Theilen der Seitenflächen Schmelzepithel deutlich erkennen lassen, sonst dagegen eine innige Verbindung des Zahnbeines mit der Alveole durch eine einzige, dem Zahne zunächst mehr oder weniger zahlreiche Epithelzellen enthaltende Bindegewebslage. Längsschnitte geben stets das Bild der Figg. 1—2, — der schematischen Fig. 9 c entsprechend.

Steht es nun fest, dass der Nagezahn durch constante Apposition vom hinteren Rande her an Länge — wie durch Apposition von der Pulpahöhle her an Dicke wächst, so ist es nicht minder sicher, dass jeder Punkt seiner Oberfläche während der Entwickelung mit dem Schmelzepithel in Berührung gewesen ist und es muss die Frage erledigt werden, was das Schmelzepithel dort zu thun habe, wo sich doch nie Schmelz entwickelt. Und da es nichts mit der Schaffung der Substanz eines Zahntheiles zu thun hat, so kann seine Bedeutung nur in der Bildung der Zahnform liegen. Sein Vorhandensein ist offenbar nothwendig dazu, dass sich an der rechten Stelle — seiner inneren Fläche — die Odontoblasten anlagern; es bildet die Matrize für die spätere, erst durch die Odontoblasten zu schaffende Dentinmasse. Haben sich die Odontoblasten in der richtigen Lage aneinandergelegt, haben sie die erste dünne Elfenbeinschicht gebildet, — ist auf solche Weise die Form des neuen Zahntheiles gesichert, so ist die Rolle des

Schmelzepithels für dies Zahnstück ausgespielt. Jetzt kann die Befestigung des letzteren beginnen und das dazu dienende Bindegewebe die Form zerstören.

Ich kann nicht umhin, hier die letzten über die Nagezähne erschienenen Arbeiten von Ludwig Löwe[1]) sowie von Mac Gillavry[2]) zu besprechen, um verschiedene offenbar irrige Ansichten dieser Autoren zurückzuweisen.

Löwe erklärt die Schmelzschicht in der Tiefe der Alveole des Kaninchenschneidezahnes — vermuthlich die Gegend, welche in meiner Fig. 1 mit S_1 bezeichnet ist — für Epithel und hält dasselbe für dem inneren Schmelzepithel anderer Zähne gleichwerthig; das wirkliche innere Schmelzepithel — Fig. 1—3 SEi — (seine Fig. 1 und 6 g + mtz + äg) setzt er dem äusseren Schmelzepithel gleich; der „Intraalveolarraum“ seiner Fig. 1, in meinen Figg. 1—3 mit † bezeichnet, soll, zusammen mit einem darin befindlichen gerinnselähnlichen Gebilde der Schmelzpulpa anderer Zähne entsprechen. Dementsprechend nennt er auch den jungen Schmelz „Schmelzbildungszellen“ und giebt an, dass sich nach der Zahnspitze zu an ihrer Stelle die Schmelzprismen vorfinden, dass sich also der Schmelz durch directe und einfache Verirdung dieser Zellen entwickele. Aus seiner „Schmelzpulpa“ soll demgemäss die Cuticula dentis werden. Dass diese Ansicht eine irrige ist, zeigt die Betrachtung eines Sagittalschnittes durch den ganzen Zahn — Fig. 1 — auf das Klarste. Er lässt nicht den leisesten Zweifel, dass die von Löwe als äusseres Schmelzepithel bezeichnete Schicht in Wirklichkeit das innere ist, er zeigt bei stärkerer Vergrösserung — Fig. 2 — dass das äussere Schmelzepithel SEa dem inneren SEi ohne vorhandene Pulpa dicht anliegt (eine wie es scheint den Nagezähnen eigenthümliche Erscheinung) und lässt den Uebergang beider in einander am hinteren Rande SEh in unzweideutiger Weise erkennen. Uebrigens sind auch die Löwe'schen Abbildungen keineswegs beweisend für die Zellennatur der Gebilde, welche ich für junge Schmelzprismen halte: in seiner bei

1) Beiträge z. Kenntniss des Zahnes und seiner Befestigungsweise im Kiefer. Dieses Archiv Bd. XIX.

2) a. a. O.

Immersion gezeichneten Fig. 3 wird wohl Niemand in den mit e bezeichneten „Schmelzbildungszellen“ Kerne zu bemerken im Stande sein. — Und dass der „Intraalveolarraum“ zwischen dem Schmelz und dem Schmelzepithel liegt, ist auch nach Betrachtung des Schnittes (Fig. 1 †) nicht zweifelhaft. Den Raum selbst kann man, da im Leben zweifellos die beiden genannten Schichten in inniger Berührung stehen, nur als durch Schrumpfung des um den Zahn gelegenen Bindegewebes entstanden betrachten, wie auch die mitunter vorkommende gerinnselartige Masse, Löwe's Schmelzpulpa, in die Klasse der Kunstproducte verwiesen werden muss.

Eine zweite Löwe'sche Entdeckung, welche auch auf ihre Sicherheit zu prüfen ist, ist seine „Membrana praeformativa“. Er beschreibt als solche eine Schicht von dichtgedrängten Zellen „bindegewebiger“ Natur, welche an dem schmelzlosen Theile des Zahnes dem Dentin unmittelbar aufliege, an der vorderen Fläche dagegen von dem Schmelzepithel durch eine dünne Lage homogener Bindegewebssubstanz getrennt sei. Für erstere Gegend ist es mir nicht zweifelhaft, dass er das vom Bindegewebe durchwachsene rudimentäre Schmelzepithel dieser Gegend gesehen hat; für die Vorderfläche bin ich sicher, dass er das äussere Schmelzepithel (SEa meiner Figg. 2 und 3) meint. Es bestimmt mich dazu ganz besonders der Umstand, dass er das „äussere“ Schmelzepithel mit vollständig ebener Fläche aufhören lässt und von seiner „Membrana praeformativa“ sagt, sie besitze öfters papillenförmige Vorsprünge, während gute Längs- und Querschnitte jeden Zweifel darüber, dass jene Papillen dem äusseren Schmelzepithel angehören, verstummen lassen (Fig. 2). Da er das wirkliche innere Schmelzepithel für das äussere hielt, musste ihm die nach Aussen von demselben befindliche, die Papillen in äusserst regelmässiger Anordnung (Fig. 1) besitzende Lage des wirklichen äusseren Schmelzepithels als etwas Bindegewebiges erscheinen.

Endlich ist noch ein dritter Punkt da, welcher einer Berichtigung dringend bedarf. Löwe polemisirt gegen die allgemeine Ansicht, dass die Verbindung des Zahnes mit der Alveole durch eine einfache Bindegewebslage, das Alveolodentalperiost, stattfinde, auf Grund von Präparaten von den Schneidezähnen des Kaninchens. Er hat freilich zweifellos Recht, wenn er hier die Verbindung, namentlich an der Vorderseite, anders geartet findet, aber ebenso zweifellos Unrecht, wenn er dies Resultat den Ergebnissen

anderer Untersucher, Tomes z. B., gegenüberstellt. Denn Tomes und ebenso die anderen citirten Autoren Waldeyer und Kölliker sprechen von der Befestigung der mit Wurzeln versehenen, mit begrenztem Wachsthum begabten, definitiv fixirten Zähne, während Löwe's Arbeit sich auf Nichts als die Nagezähne des Kaninchens bezieht; also Zähne, die ein fortwährendes Wachsthum haben, sich in fortwährender Bewegung befinden, die gewissermaassen nicht aus dem embryonalen wurzellosen Zustande herauskommen. Dass hier zwischen dem Schmelzepithel der Vorderfläche und dem Knochen ein sehr loses Bindegewebe, von ihm Schleimgewebe genannt, liegt, entspricht ganz den Befunden, welche man bei noch nicht durchgebrochenen Zahnkronen des Menschen zwischen Schmelzepithel und Alveolenwand machen kann; und dass das Gewebe hier ein loseres ist, als auf der inneren, allein am Knochen befestigten Fläche des Nagezahnes, ist nur natürlich.

Mac Gillavry hat, obgleich er Zähne von jungen und neugeborenen Ratten untersucht hat, doch das Schmelzepithel an der hinteren Fläche vollkommen übersehen (s. seine Fig. 1) und sich verleiten lassen, auf das Fehlen desselben eine Hypothese ganz eigener Art aufzubauen, betreffend die Ursache des unbeschränkten Wachsthumes der Nagezähne gegenüber dem eng beschränkten der meisten übrigen. Bei den letzteren, so meint er, treffe der Dentinkeim auf die Mitte des Schmelzorganes, stülpe dasselbe kappenförmig ein und über sich herüber und bringe bei seinem eigenen weiteren Wachsthum durch den dabei auf die Innenfläche des Schmelzorganes ausgeübten Druck dieses zur Atrophie, schliesslich zum totalen Verschwinden. Bei den Nagezähnen hingegen wachse der Dentinkeim nur eben das Schmelzorgan streifend an demselben vorbei, sodass letzteres ihn nur auf einer Seite — am Unterkiefer der vorderen unteren, am Oberkiefer der vorderen oberen — überziehe. Seine Wachsthumsrichtung treffe also nicht senkrecht auf die Oberfläche des Schmelzorganes, übe keinen Druck auf dasselbe aus: und desshalb bleibe dieses erhalten und functionire auf unbegrenzte Zeit hinaus. Es versteht sich von selbst, dass diese Hypothese mit der Erkenntniss, dass der Nagezahndentinkeim ebenso wie der anderer Zähne eine vollkommene Umhüllung vom Schmelzorgan bekommt, durchaus hinfällig wird.

3. Die Wurzeln der einwurzeligen Zähne, sowie die der Kaufläche abgewendete Fläche der Krone und die Wurzeln der Mahlzähne.

Die Erkenntniss, dass auf den der Schmelzhülle entbehrenden Flächen der Nagezähne das Schmelzepithel so lange resp. so weit vorhanden ist, als die Form der tiefsten Zahnpartie gebildet wird, hatte mich auf die Vermuthung geführt, dass es die Form dieser Theile sei, die durch das Schmelzorgan bestimmt werde. War diese Vermuthung richtig, so war zu erwarten, dass gleiche oder ähnliche Verhältnisse sich während der Entwickelung auch überall da finden würden, wo sich später Elfenbein ohne Schmelz vorfindet, also an den in der Ueberschrift dieses Kapitels genannten Stellen. Andrerseits aber musste, wenn das Suchen nach Schmelzepithel an jenen Stellen von Erfolg gekrönt wurde, dies Resultat die ausgesprochene Vermuthung über die Bedeutung des Schmelzorganes an jenen Stellen zur Gewissheit erheben. Die folgenden Zeilen werden zeigen, dass sich die soeben ausgesprochene Erwartung vollkommen bestätigt hat.

Untersucht man die Wurzelbildung eines wachsenden Schneidezahnes oder Eckzahnes — hierbei wurden Kalb, Hund und Katze benutzt —, so erhält man von Längsschnitten verschiedene Bilder je nachdem die Wurzelbildung mehr oder weniger weit vorgeschritten ist. Zuerst, noch bevor der erste Ansatz der Wurzel erscheint, zieht sich von allen Punkten des bisherigen kreisförmigen Basalrandes des kappenförmigen Schmelzorganes eine dünne ringförmige Verlängerung nach der der Kaufläche entgegengesetzten Seite hin (s. Fig. 10 b). Dieselbe besteht deutlich aus zwei Schichten von Epithelzellen, den Fortsetzungen des inneren und äusseren Schmelzepithels, die am freien Rande unter geringer Verdickung in einander sich umschlagen, so wie man das — wenn auch von einer Backzahnwurzel — in Fig. 7 bei SE* wahrnimmt. Diese Epithelscheide der Zahnwurzel, wie ich diese Verlängerung des Schmelzorganes nach O. Hertwig[1]) zu nennen vorschlage, umgrenzt nun den in der Verlängerung der Pulpa resp. Pulpahöhle gelegenen Theil des Bindegewebes. Dieses selbst nimmt zugleich

1) Ueber das Zahnsystem der Amphibien etc. Dieses Archiv XI, Suppl. 1874.

die zellenreiche Beschaffenheit der Pulpa an; sodann lässt es Odontoblasten aus sich hervorgehen, die sich an der Innenseite der Epithelscheide festsetzen und dann bald mit der Bildung des Dentins beginnen. Ich erwähne diese drei Vorgänge — Epithelwucherung und Pulpabildung — Odontoblastenentstehung — Dentinabscheidung — in dieser Reihenfolge, weil sie in ihr, vom freien Rande der Zahnanlage gerechnet, so aufeinanderfolgen und weil sie auch zeitlich in einem Querschnitt des Zahnes so sich nach einander einstellen; ganz besonders muss ich dabei betonen, dass die ersten Odontoblasten immer erst in einiger Entfernung von dem freien Rande der Epithelscheide gefunden werden und daraus grade den Schluss ziehen, dass das Vorhandensein der Epithelscheide die Conditio sine qua non für die Bildung und Lagerung der Elfenbeinzellen und so auch des Elfenbeines selber ist.

Ist nun in der von dem freien Rande der Epithelscheide am weitesten entfernten Partie der künftigen Wurzel, also im Zusammenhang mit dem Zahnbeine der Krone, die erste dünne Lage des Dentins gebildet, so tritt dieselbe Bindegewebsdurchwachsung der daselbst liegenden Partie der Epithelscheide ein, die bei der Besprechung des Nagezahnes Erwähnung fand. Spindelzellen treten von Aussen zwischen den Epithelzellen hindurch und legen sich unmittelbar auf die Zahnsubstanz; ihnen folgen Bindegewebsfibrillen, die sich vom Knochen bis zum Zahn ziehen und mit deren allmählich erfolgender Vermehrung das Epithel mehr und mehr verschwindet: sodass zuletzt der tiefste Theil der Epithelscheide seinen Zusammenhang mit dem Schmelzepithel der Krone einbüsst (s. Fig. 10 c) und sich ohne scharfe Grenze in das neugebildete Alveolodenlatperiost verliert. Unterdessen ist das Wachsthum der Epithelscheide in die Gewebe des Kiefers hinein weiter gegangen — mit ihr die Bildung der Odontoblasten, des Dentins —, und so geht es weiter bis zur späteren Wurzelspitze des Zahnes. Ist auch hier die äusserste Dentinschicht angelegt, so verschwindet die Epithelscheide allmählich, indem nach dem Aufhören ihres Wachsthumes die Bildung des Alveolodentalperiostes bis zur Spitze fortschreitet.

Ich komme jetzt zur Untersuchung der in Rede stehenden Verhältnisse bei den mehrwurzeligen Zähnen und halte mich hier wieder an die Befunde bei den Mahlzähnen der weissen Ratte, hebe aber gleichzeitig hervor, dass sich die Zähne sämmtlicher

sonst noch untersuchten Thiere, namentlich Hund und Katze, in nichts als der Zahl der Wurzeln und anderen Aeusserlichkeiten von jenen unterscheiden. Gehen wir hier auch von dem Zustande des Zahnes aus (Fig. 11 a) in dem das Schmelzorgan, aus innerem, und äusserem Schmelzepithel und der Pulpa bestehend, die später vom Schmelz bekleidete Abtheilung der Zahnkrone umhüllt, wo bereits das Zahnscherbchen, aus Email und Elfenbein zusammengesetzt, eine ziemliche Ausdehnung besitzt und wo dessen Oeffnung, nach der der Mundhöhle abgewendeten Seite sehend, noch möglichst gross, d. h. gleich dem späteren grössten Durchschnitt des Zahnbeines der Krone ist; dem Zustande also, wo noch jede Andeutung der Fläche, aus welcher später die Wurzeln hervorsprossen, fehlt. Zum Zweck der Bildung dieser Fläche sieht man jetzt auch zunächst (Fig. 5 und 11 b) von dem unteren Rande des Schmelzorganes den ringförmigen Fortsatz SE* abgehen, der nur aus dem äusseren und inneren Epithel, die beide äusserst abgeplattete Zellen enthalten und unmittelbar aneinander liegen, besteht. Der Ring verengert sich nun im Allgemeinen trichterartig je weiter er wächst; die untere Oeffnung wird auf diese Weise kleiner und kleiner, bis seine Ränder einander schliesslich berühren und so die eingeschlossenen Bindegewebsmassen vollständig einhüllen. Man kann den Vorgang etwa vergleichen dem Ueberziehen eines Sackes über einen durch denselben zu schützenden kugeligen Gegenstand, wobei wir letzteren vollkommen mit dem Sack umhüllen und diesen dann zuziehen oder zubinden. Indessen hinkt dieser Vergleich insofern, als das Schmelzorgan bei seinem Vordringen an der der Kaufläche abgewendeten Seite Widerstand findet an denjenigen Stellen, an denen später die Wurzeln hervorkommen, indem hier starke Blutgefässe in die Pulpa hineingehen. Sie halten den Strom — sit venia verbo — des Schmelzepithels auf und werden nun von ihm umflossen wie Felsblöcke von der Lava, in deren Wege sie liegen. Und wie in diesem Bilde sich jenseits des Hindernisses die Theilströme wieder einander nähern und auf's Neue zusammenschliessen, so rücken auch hier die Ränder der zwischen den Gefässen hindurchgedrungenen Abtheilungen des Schmelzorganes wieder aneinander; aber sie verhalten sich nicht wie noch vollkommen flüssige, sondern wie in der Erstarrung begriffene Lavaströme: sie verschmelzen jenseits nicht total mit einander, sondern bleiben durch einen feinen linearen Zwischen-

raum von einander getrennt. An jeder Wurzelstelle ist der Vorgang der gleiche und dadurch wird die Epithelscheide an einem einfachen Schluss an der Wurzelfläche der Krone gehindert, es entsteht vielmehr eine sehr unregelmässige aus mehreren unter verschiedenen Winkeln auf einander stossenden Linien bestehende Berührungsfigur. Deren Form können wir uns vielleicht am ehesten klar machen, wenn wir uns in dem ersteren der vorhin erwähnten beiden Bilder an Stelle des einzuhüllenden kugeligen Gegenstandes einen drei- oder vierbeinigen Schemel vorstellen und uns die Aufgabe gegeben denken, ihn so einzuhüllen — in ein Stück Zeug —, dass die Beine vollkommen frei bleiben und die Stoffränder sich zwischen diesen an der unteren Sitzfläche vereinigen. Wir werden dann von den Rändern des Zeugstückes her Einschnitte in der Zahl der Beine machen, diese mit Löchern von der Form der Beinquerschnitte endigen lassen und dann, wenn wir die Ränder vereinigen, eine Figur bekommen, die soviel nach der Mitte zusammenkommende Strahlen besitzt als Beine vorhanden sind. So entsteht also ein Bild an der Wurzelfläche eines Backzahnes, wie es in Fig. 8 vom Rattenzahn dargestellt ist. Die Zeichnung ist nach einer lückenlosen Schnittserie durch den vorderen Backenzahn einer Ratte auf dem Wege der Reconstruction hergestellt. Daher sieht man, wenn man einen Schnitt der zwischen zwei Wurzeln gefallen war untersucht — z. B. in der Richtung x y in Fig. 8 —, Bilder wie Fig. 6, wo die unmittelbare Zusammenschliessung der Ränder der Epithelscheide an der unteren Kronenfläche sehr deutlich wird; während Sagittalschnitte, welche zwei Wurzeln getroffen haben, zwischen diesen den Durchschnitt der um die untere Kronenfläche herumgehenden Epithellappen (Fig. 5 SE**) erkennen lassen.

Während diese Umhüllung der Krone nun vollständig wird, ist mit dem Theile der Epithelscheide, welcher unmittelbar an den unteren Rand des schmelzbildenden Theiles anstösst, unterdessen auch schon wieder jene mehrfach besprochene Bindegewebsdurchwachsung vor sich gegangen, die ihren Zweck in der Bildung des Alveolodentalperiostes (AP Fig. 6 und Fig. 11 c) hat; und diese Veränderung ergreift nach und nach die ganze Epithelscheide der Krone. Aber mittlerweile hat auch bereits die Bildung der Wurzeln begonnen und auch hier ist es wieder das Schmelzorgan resp. die Epithelscheide, was den Anfang macht. Von den

kreisförmigen oder ovalen Oeffnungen derselben, welche die Ursprungsstellen der Wurzeln umhüllen, finden jetzt auch die ringförmigen Wucherungen in die Kiefergewebe hinein statt. Da nun aber die Umhüllung an der nach dem Raum zwischen den Wurzeln hin gelegenen Seite die vorhin ihrer Entstehung nach geschilderte feine Naht besitzt, so wird die ringförmige Wucherung auch demgemäss gestaltet sein müssen; wir werden sie uns unter der Form eines Ringes vorstellen können, der durch Rundbiegen eines Metallstreifens — aber ohne Zusammenlöthung der Ränder — entstanden ist. Schnitte senkrecht zur Wurzel werden auf der inneren Seite derselben stets eine feine Naht in der Epithelscheide, etwa so wie die an der unteren Seite in Fig. 6 haben müssen. Dadurch unterscheiden sich also die Epithelscheiden der Wurzeln von ein- und mehrwurzeligen Zähnen.

Und nun geht der Vorgang in der schon öfter beschriebenen Art weiter. Im selben Tempo wie die Epithelscheide wächst, geht, nur immer um einen Schritt zurückbleibend, die Bildung der Odontoblasten vorwärts; ihr folgt die Dentinbildung und dieser die Entstehung des Alveolodentalperiostes auf der Grundlage der Zerstörung der Epithelscheide. Dabei verdient Erwähnung, dass, wiewohl die Epithelscheide der Wurzel nach der Axe des Zahnes zu die erwähnte feine Naht zeigt, eine solche in der Odontoblastenschicht nicht da ist, sondern die Zellen derselben eine continuirliche Lage auch an dieser Stelle bilden. Und so dauert der Process fort, solange bis die Form der Wurzeln durch Absetzung der äussersten Dentinlage völlig hergestellt ist, — der Zustand der Fig. 7. Dann sehen wir auch hier das Wachsthum der Epithelscheide aufhören und den übrig bleibenden Rest in derselben Weise wie die übrigen Theile zu Grunde gehen; — die Ausfüllung der noch sehr weiten Pulpahöhle bleibt nun den Odontoblasten allein überlassen.

Ich schliesse damit diesen Theil der Arbeit über die Säugethierzähne und glaube für diese Klasse den Beweis erbracht zu haben dafür, dass überall wo Dentin entsteht, vorher die mit dem Schmelzorgan in Verbindung stehende Epithelscheide existirt hat.

War nun auch die Erkenntniss des allgemeinen Geltens dieser Regel neu und überraschend, so fehlt es doch in der Literatur

nicht an einzelnen Angaben, welche hieher gehören und die jetzt als einzelne Fälle dieser allgemeinen Regel zur Geltung kommen. Tomes[1]) hat gefunden, dass beim Armadill, dessen Zähne absolut schmelzlos sind, doch die Anlage derselben mit der Bildung eines vollkommenen Schmelzorganes beginnt. Derselbe[2]) hat beobachtet, dass beim Aal und verschiedenen Fischen — ich führe dies gleich hier der Vollständigkeit wegen mit an — sich das Schmelzorgan viel weiter erstreckt als die spätere nur sehr kleine Schmelzkappe; und auch ihm ist schon aufgefallen, und er schildert es treu in Wort und Bild, dass, soweit Schmelzbildung erfolgt, die Zellen des inneren Schmelzepithels hochcylindrisch, dann flach pflasterförmig sind.

Eine ganz ähnliche Schilderung ist auch bei O. Hertwig[3]) betreffs der Zahnbildung bei verschiedenen Amphibien zu finden und meine Bezeichnung „Epithelscheide“ für die nicht zur Schmelzbildung verwendete Epithelmasse rührt von ihm her. — Endlich möchte ich nicht versäumen, zu erwähnen, dass auch manche der älteren Abbildungen die beginnende Bildung der Epithelscheide deutlich zeigen, so z. B. die Fig. 259 der Kölliker'schen Gewebelehre; an der man auch die verschiedenen Dickenverhältnisse des Epithels auf das Deutlichste wahrnimmt.

Steht es nun fest, dass die Schmelzbildung nicht die einzige Function der eingestülpten Epithelmasse ist, dass vielmehr diese in ihrer Totalität eine formbildende Rolle bei der Zahnentwicklung spielt; ist es unzweifelhaft, dass bei allen Säugethieren diese Function ihr eigen ist, dass sie bei einigen — Armadill — die einzige bleibt, während bei den meisten ein Theil dieser Einsenkung noch zur Bildung von Schmelz verwendet wird: so ist es klar, dass wir die formbildende Thätigkeit als die allgemeinere und darum in erster Linie zu nennende ansehen müssen, dass die Schmelzbildung nur eine accessorische Function ist. — Es liegt darum nahe, diesem Verhältniss auch durch die Nomenclatur Rechnung zu tragen und es wäre gewiss das Richtige, wenn man die gesammte von dem Mundepithel ausgehende Einsenkung — den Hals des Schmelz-

---

1) On the existence of an enamel organ in the Armadillo. Quarterly Journ. cf. micr. science. 1874.

2) On the development of teeth. Ebenda 1876.

3) a. a. O. S. 77.

organes, das Schmelzorgan selbst und das was ich Epithelscheide nenne — mit dem Namen der Epithelscheide des Zahnes benennte, und sie dann wieder in den Hals, den schmelzbildenden Theil oder das Schmelzorgan, und in den formbildenden Theil zerlegte. Aber ich habe es wohlweislich unterlassen im Titel dieser Arbeit den Versuch zur Einführung dieser Bezeichnung zu machen; ich möchte auch an dieser Stelle nicht auf dieselbe dringen; denn der Name des Schmelzorganes ist ein so allgemein angewendeter und so vollkommen verstandener, der sich auch in fremde Sprachen so fest eingebürgert hat, dass durch neue Benennungen leicht Verwirrung entstehen könnte.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI und XXII.

In allen Figuren gleichbedeutende Bezeichnungen:

S = Schmelz. E = Dentin; E* junges, unverkalktes Dentin. SE = Schmelzepithel, SE a = äusseres, SE i = inneres, SE p = Schmelzpulpa; SE h bei den Nagezähnen der hintere Umschlagsgrund des schmelzbildenden Theiles des Schmelzorganes; SE*, SE** und SE*** die Epithelscheide, d. h. der Theil des Schmelzorganes, welcher keinen Schmelz liefert. — Od = Odontoblasten; AP = Alveolodentalperiost. K = Knochen. Ep = Mundhöhlenepithel.

Tafel XXI.

Fig. 1. Mittlerer Sagittalschnitt durch den oberen Nagezahn einer 15 Tage alten weissen Ratte. † = künstlicher Zwischenraum zwischen Schmelz und innerem Schmelzepithel. Die Papillen des äusseren Schmelzepithels sehr deutlich. Winkel Oc. 1, Obj. 1.

Fig. 2. Mittlerer Sagittalschnitt durch den oberen Nagezahn einer neugeborenen weissen Ratte. Winkel Oc. 1, Obj. 6.

Fig. 3. Querschnitt eines unteren Nagezahnes einer 24 Stunden alten weissen Ratte, etwa entsprechend der Linie xy der Fig. 1. Schmelzepithel rings um die Zahnanlage deutlich. Winkel Oc. 1, Obj. 6.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch den vorderen Theil des Kopfes eines Rattenembryo von 28 mm Scheitelsteisslänge. Z = Zunge. NH = Nasenhöhle. H = Haare. Die Zeichnung ist aus zwei Schnitten combinirt, deren jeder eine der beiden Zahnanlagen im mittleren Durchschnitt getroffen zeigte. Winkel Oc. 2, Obj. 2.

Tafel XXII.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch den ersten unteren Backzahn einer 10 Tage alten weissen Ratte. Die mittlere und rechte Erhabenheit der Krone lassen das Fehlen des Schmelzes deutlich erkennen. Winkel Oc. 1, Obj. 2.

Fig. 6. Frontalschnitt durch den ersten unteren Backzahn einer 12 Tage alten weissen Ratte. Der Schnitt stammt aus der Gegend zwischen der vorderen und den beiden mittleren Wurzeln, ungefähr der Linie xy der Fig. 8 entsprechend. Winkel Oc. 1, Obj. 2.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch die vordere Wurzel des ersten unteren Backzahnes einer 17 Tage alten weissen Ratte. Die linke Seite der Zeichnung entspricht der Vorderfläche des Zahnes, die rechte dem Zwischenraum zweier Wurzeln. Die gezeichnete Wurzel hat ihre definitive Länge ungefähr erreicht. SE*** sind die zwischen den Fasermassen des Alveolodentalperiostes gelegenen Zellen der Epithelscheide. Winkel Oc. 1, Obj. 7.

Fig. 8. Unteransicht des ersten unteren Backzahnes einer 12 Tage alten weissen Ratte; Reconstruction aus Frontal- und Horizontalschnittserien. v, h, m, m sind die Stellen, an denen später die vordere, hintere und die mittleren Wurzeln hervortreten. Durch die Punktirung ist die Epithelscheide bezeichnet und ihre Ausdehnung wie die durch das Aneinanderlegen ihrer Ränder entstehende Figur angegeben.

Fig. 9—11 sind schematische Zeichnungen. Fig. 9 soll Form und Lage und Ausdehnung des Schmelzorganes und der Epithelscheide am Nagezahn der Ratte; Fig. 10 dasselbe am Schneidezahn des Kalbes; Fig. 11 dasselbe an einem zweiwurzeligen Backzahn des Menschen in verschiedenen Entwickelungsstadien darstellen.

(Aus dem pathologisch-anatomischen Institute zu Kasan.)

Der Mikrostat.

Apparat zur genauen und systematischen Untersuchung mikroskopischer Präparate und Notirung bemerkenswerther Stellen.

Von

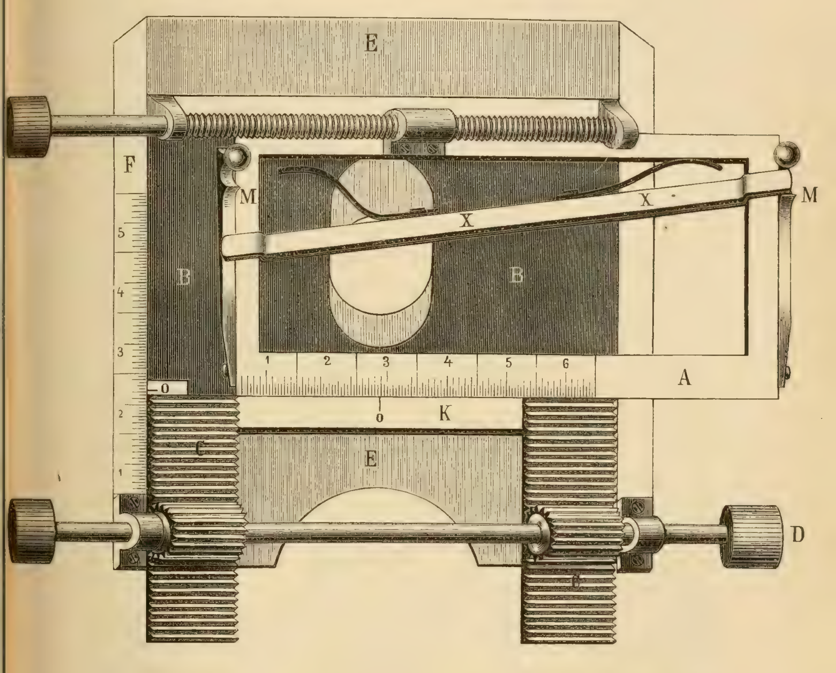
Dr. **A. Smirnow.**

Mit 1 Holzschnitt.

Der Apparat, den ich Mikrostat[1]) nenne, stellt einigermassen eine Vervollkommnung der Mikroskope mit starken Systemen dar. In neuester Zeit haben — wie bekannt — die Mikroskope erhebliche Verbesserungen erfahren; allein sie alle sind dahin gerichtet, die Vergrösserungen zu möglichst grossem Umfang zu bringen und dabei ein klares, ebenes Gesichtsfeld zu erhalten. Gleichzeitig mit der Erreichung dieses Zieles tritt eine grosse Unbequemlichkeit auf: mit Zunahme der Vergrösserung wird das Gesichtsfeld verkleinert. Es versteht sich von selbst, dass eine ausführliche und systematische Betrachtung grosser Präparate (die z. B. die Hälfte des Objectglases einnehmen) bei starken Systemen in Folge dieses Umstandes sehr schwierig wird. Wer umfangreiche histologische und bakteriologische Unteruchungen vorzunehmen hatte, der weiss aus Erfahrung, wie unangenehm es ist, ein und dasselbe Präparat mehrere Male zu untersuchen und dennoch nicht die Gewissheit zu haben, dass das ganze Präparat genau durchforscht worden ist. Aber noch unangenehmer ist es, wenn die nöthigen (demonstrativen) Stellen bei einer wiederholten Untersuchung in dem Gesichtsfelde nicht wieder zu finden

1) Diesen Apparat habe ich in der Gesellschaft der Aerzte an der kasanischen Universität unter der Benennung „Mikrotopograph" erklärt; allein diese Benennung scheint mir weniger passend, als die Benennung „Mikrostat".

sind; das geschieht aber jedesmal, wenn kleine Objecte in einem grossen Präparate in einer unbedeutenden Menge vorhanden sind. Ich habe nun einen Apparat ersonnen, der alle diese Schwierigkeiten beseitigt. Indem ich die neuesten Cataloge der besten europäischen Optiker, wie z. B. Zeiss, Hartnack u. a. durchsehe, finde ich in ihnen nichts derartiges und nur in dem Ca-



Vorstehende Zeichnung stellt das Mikrostat in seiner natürlichen Grösse dar, welche für das Tischchen von Zeiss, Stativ Va, eingerichtet ist.

taloge von Klönne & Müller fand ich eine Zeichnung und Beschreibung eines Apparates unter der Benennung „Pendelobjectrahmen oder Bacteriensucher". Das Ziel dieses Apparates ist fast dasselbe wie bei dem meinigen, aber die Prinzipien und das System der Anordnung sind andere.

Als Prinzip der Einrichtung des Mikrostats diente der geometrische Satz, dass jeder Punkt der Oberfläche durch seine Entfernung von zwei beständigen Punkten oder Linien, die in derselben Fläche liegen, bestimmt wird.

Die Einrichtung besteht in Folgendem (siehe die Zeichnung): *A* stellt einen Rahmen dar, in den das Objectglas mit dem mikroskopischen Präparate eingeschoben und immer in einer und derselben Lage durch die Feder *X* erhalten wird. Bevor man das Glas einschiebt, wird die Feder *X* an den vorderen Rand des Rahmens angedrückt und in dieser Lage erhalten durch die Zähne der Federn *M*, *M*. Bei der Einschiebung des Objectglases wird gehörige Aufmerksamkeit darauf verwandt, dass das Ende des Glases mit der aufgeklebten Etikette nach rechts gewandt sei, aber das entgegengesetzte Ende des Glases möglichst fest an den entsprechenden Winkel des Rahmens *A* anliege. Beim Andrücken des Knopfes der Federn *MM* springt die Feder *X* zurück, drückt das Objectglas an und erhält es in der nöthigen, das heisst in einer und derselben Lage. Der Rahmen *A* mit dem Präparate wird vermittelst der mikrometrischen Schraube *G* von der Rechten zur Linken und umgekehrt geschoben; auf der unbeweglichen Platte *K*, die an eine der Langseiten des Rahmens anlehnt, ist der beständige Punkt *O* bezeichnet, aber auf dem Rande des Rahmens selbst sind die Theilungen = 0,25 mm angebracht und durch Ziffern bezeichnet. Vermittelst dieser Theilungen und des Punktes *O* wird die Lage eines jeden beliebigen Punktes des mikroskopischen Präparates, der in der Richtung einer der Platte *K* parallel liegenden Linie liegt, bestimmt. Der Rahmen *A* ist auf der Platte *BB* befestigt, welche ihrerseits auch beweglich ist; sie bewegt sich vermittelst der Zähne *C* und des sechsspeichigen Rades *D* in der Vertiefung der niedriger liegenden und unbeweglichen Platte *EE*; aber diese Bewegungen haben eine perpendikuläre Richtung zur Richtung der vorhergehenden Bewegungen, d. h. von vorn nach hinten und umgekehrt. Die Platte *EE* entspricht der Form und dem Maasse nach vollständig dem Mikroskoptische; ihre Seitenränder erheben sich zum gleichen Niveau mit der Platte *BB*; auf den Rand *F* sind die Theilungen = 0,25 mm aufgetragen, aber am linken Rande ist ein anderer beständiger Punkt *O* vermerkt. Vermittelst dieser Theilungen und des Punktes *O* wird die Lage eines beliebigen Punktes des mikroskopischen Präparates be-

stimmt, der auf der perpendikulären Linie in der Richtung der oben angeführten Bewegung liegt. Auf diese Art wird die Lage eines jeden Punktes des mikroskopischen Präparates, der im Centrum des Gesichtsfeldes des Mikroskopes sich befindet, vermittelst der Kreuzung zweier wechselseitig perpendikulären Linien bestimmt, mit anderen Worten: vermittelst geradliniger coordinirter Linien. Die Platten *BB* und *EE* sind zur Durchlassung der Lichtstrahlen mit Oeffnungen versehen, welche den Oeffnungen des Tischchens entsprechen. Zur Befestigung des Apparates an den Mikroskoptisch erheben sich von der unteren Oberfläche der Platte *EE* zwei Stifte, die in die Oeffnungen, die für die zuklemmenden Federn bestimmt sind, eingestellt werden, und auf solche Weise wird der Apparat auf das Tischchen aufgesetzt und wird vermittelst der Stifte fest und unbeweglich gehalten. Der Apparat, den ich benutze, ist in der mechanischen Werkstätte der kasanischen Universität angefertigt worden und ungeachtet dessen, dass er, als erstes Exemplar, in der Herstellung einige technische Mängel besitzt, erwies er sich vollständig tauglich und seiner Bestimmung entsprechend.

Von seiner Anwendung erhält man folgende Vortheile:

1) Die mikroskopischen Präparate werden vermittelst der mikrometrischen Schraube und der Cremailliere in Bewegung gesetzt, wobei das Gesichtsfeld regelrecht, gleichmässig und überhaupt sehr bequem für bacteriologische Untersuchungen verändert wird.

2) Ist es möglich die Präparate und Serien von Präparaten, welche die ganze Oberfläche des Objectglases einnehmen, zu untersuchen; dabei können die Nummern der Gläser verschieden sein (was übrigens von der Grösse des Rahmens *A* abhängt), wobei die Untersuchung mit einer solchen Genauigkeit vor sich gehen kann, dass kein einziger Punkt sich der Beobachtung zu entziehen vermag.

3) Jeder Punkt des Präparates, als Centrum des Gesichtsfeldes, kann genau durch Ziffern bestimmt werden, welche bei den Theilungen vermerkt sind und in ein Protokoll eingetragen oder auf einem Diagramm angezeichnet worden sind.

4) Die wiederholte Aufsuchung der vermerkten Stellen wird richtig und rasch — in einer Minute — vollzogen.

5) Ist es möglich die Dimension und Form von Objecten zu

bestimmen, welche die Dimension des Gesichtsfeldes überschreiten (was sehr wichtig ist für die Erforschung der Culturen von Mikroorganismen auf Objectgläsern).

6) Ist es möglich die Richtung und die Dimension der Bewegungen der Mikroorganismen zu bestimmen, wenn die Amplitude dieser Bewegungen die Dimension des Gesichtsfeldes des Mikroskops überschreitet.

7) Wenn der Mikrostat eine grosse Verbreitung und eine gleichartige Einrichtung haben wird, so wird es mit seiner Beihülfe möglich sein, die mikroskopischen Präparate Personen, die sich in einer grossen Entfernung von einander befinden, zu demonstriren. Wenn man also in Kasan, Petersburg, Paris u. s. w. Mikrostate haben wird, so braucht man nur z. B. von Kasan ein mikroskopisches Präparat abzusenden und mit ihm das Protokoll der demonstrativen Stellen; es kann dann eine Person, die in Paris oder Petersburg lebt, mit Genauigkeit wissen, was im gegebenen Falle in Rede steht und wird die Möglichkeit haben, die Beobachtungen eines Andern nicht nach der Zeichnung, sondern nach der Natur und mit grösserer Ausführlichkeit zu verificiren. Eine nicht unwichtige Bedeutung muss der Mikrostat in Bezug auf grosse Sammlungen mikroskopischer Präparate haben; mit seiner Hülfe können die demonstrativen Stellen eines jeden Exemplars auf das Diagramm aufgetragen oder in das Protokoll eingetragen werden und auf diese Art ist der Zeitverlust ein bedeutend geringerer, der bei ihrer wiederholten Aufsuchung verschwendet wird.

Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle.

Von

W. Flemming, Professor der Anatomie in Kiel.

Hierzu Tafel XXIII—XXVI.

(Literaturnummern am Schluss.)

Seit ich vor vier Jahren den Versuch gemacht habe, den vorhandenen Stand der Kenntnisse über die allgemeine Morphologie der Zelle zusammenzufassen (8), hat dieselbe schon so viele Erweiterungen erfahren und wächst die Arbeit auf ihrem Gebiet noch immer in so raschem Maass, dass bald eine erneuerte Ueberarbeitung von Nutzen sein wird. Mit dem Sammeln des Stoffes dafür beschäftigt, möchte ich aber nicht so lange die Mittheilung aller eigenen Befunde verschieben, die ich inzwischen auf diesem Terrain gewonnen habe. Was dafür schon jetzt geeignet scheint, möchte ich in einer Reihe fortgehender Beiträge hier zur Kenntniss geben.

I.

Die Kerntheilung bei den Spermatocyten von Salamandra maculosa.

Inhaltsverzeichniss.

Bei fortgesetzten Studien über die Zelltheilung habe ich zunächst ein Object in Arbeit genommen, das ich früher zwar wiederholt untersuchte und beschrieb, an dem aber immer noch so Manches fragwürdig blieb, dass ich gewissermaassen die Verpflichtung fühlte damit in's Reine zu kommen. Es sind dies die eigenthümlichen Formen der Mitose, welche bei den Spermatocyten (männlichen Keimzellen) von Salamandra[1]) auftreten, und auf den ersten Blick den Glauben erwecken können, es handle sich hier um einen Modus des Kerntheilungsvorgangs, total verschieden von der gewöhnlichen Mitose, wie wir sie jetzt kennen.

Dass dies nicht der Fall ist, dass vielmehr im Grossen und Ganzen die Theilungen der Spermatocyten sich in das Schema der mitotischen Theilung einfügen lassen, hatte ich zwar schon nach früherer Untersuchung (1879) gefunden und näher beschrieben (6), und diese Befunde später (8) nochmals revidirt. Ueber einige Punkte aber war ich auch damals nicht hinreichend in's Klare gekommen und hatte sie durch Vermuthungen ergänzen müssen, die, wie ich jetzt sehe, zum Theil nicht zutrafen. Dies kann mit einigen eigenthümlichen Schwierigkeiten des Objectes entschuldigt sein.

Ueber dieses und über mein Untersuchungsverfahren ist zunächst Einiges voranzuschicken.

1.

Zeitliche Verhältnisse der Spermabildung und Befruchtung bei Salamandra maculosa.

Ueber diesen Gegenstand habe ich schon in 6, S. 236 und 249 einige Bemerkungen gemacht, auf die ich des Zusammenhanges

1) Nach dem Wenigen, was ich bis jetzt von den Theilungen der Spermatocyten bei anderen Amphibien (Rana, Triton) gesehen habe, und nach einigen Andeutungen, die sich bei Bellonci (1) finden, ist es mir wahrscheinlich, dass sich auch dort die gleichen oder ähnliche Eigenthümlichkeiten der Mitose wiederfinden werden, die ich hier beschreibe, und es erscheint möglich, dass sie überhaupt allgemein sind. Bis auf Weiteres aber bezieht sich das hier Beschriebene nur auf Salamandra.

wegen hier kurz zurückgreifen muss. Wie es schon Leydig (14), Duvernoy (4) und Spengel (19) beschrieben haben, bestehen die Hoden aus Lappen von verschiedener Grösse, Gestalt und Farbe. Nach Leydig's Aussage (in S. 236 citirt), der ich mich hierin anzuschliessen habe, ist die verschiedene Farbe der Lappen (durchscheinend grau, weisslichgrau und hellschwefelgelb oder weiss) durch den jeweiligen Entwicklungszustand des spermabildenden Canalepithels bedingt; und zwar, wie mir eine ausgedehnte Untersuchung ergab, in folgender Weise: die hellweissen oder gelblichweissen Abschnitte enthalten reife Samenfäden, die mehr schmutzigweissen (im Herbst vorkommenden) solche, die in erster Entwicklung sind; in den durchscheinend grauen (im Sommer) ist das Epithel entweder ruhend, oder in Vermehrung durch Mitose, und wo die letztere stark, sind die Lappen oft auffallend gross und von besonders durchscheinendem Ansehen. Ausserdem giebt es noch kleinere grauliche Lappenportionen, welche viel Bindesubstanz, Epithelgänge mit Cylinderzellen, und in verschiedener Zahl, manchmal sehr reichlich, grosse Zellen vom Habitus von Primordialeiern enthalten, die je von wenigen flachgeformten Zellen umgeben sind, so dass das Gewebe dem eines embryonalen Eierstocks ähnelt. Diese Dinge finden sich auch manchmal einzeln in Hodenlappen, welche sonst von samenproducirenden Canälen erfüllt sind. Es sind jedenfalls diese Bildungen, die kürzlich von Grünhagen (9) und Bellonci (1, bei Triton und Bufo) besprochen und als Primordialeier, in Resten des Ovarialtheils des Genitalwalles (Pseudovarium) gelegen, gedeutet worden sind. So naheliegend dies scheint, bin ich doch nicht ganz sicher darüber, ob ich dieser Deutung folgen darf; denn ich habe Lappen, die ziemlich gross und reich an solchen eiähnlichen Zellen waren, grade bei Frühlingsthieren kurz nach der Samenentleerung getroffen, und dabei Bilder gefunden, welche daran denken lassen, dass diese grossen Zellen, und die ganzen Lappen in denen sie liegen, doch zum Hodengewebe gehören könnten; in der Art, dass die eiartigen Zellen Spermatogonien wären, von deren Proliferation erst die Neubildung des nachher wuchernden Canalepithels ausginge. Um hierüber sicher zu entscheiden, muss erst mehr Material von der fraglichen Jahreszeit (erster Frühling) untersucht werden, als ich bis jetzt besitze.

Bemerkt mag hier gleich sein, dass die eiartigen Zellen nicht

selten in Mitose sind, und zwar hat diese dann die unten beschriebene „homöotypische" Form, aber mit schönem sehr flach gestaltetem Aster. Noch viel häufiger sind die Kerne dieser Zellen gelappt, durch Furchen zerlegt oder ganz polymorph, durchaus entsprechend den Bildern, welche soeben Bellonci a. a. O. mitgetheilt hat, und welche Nussbaum (**15**) als amitotische (directe) Kerntheilungen ansieht. Da sie mit meinem hiesigen Gegenstand nicht speciell zu thun haben, will ich sie an dieser Stelle nicht weiter besprechen.

Nach der Jahreszeit nun finde ich die verschiedenfarbigen Lappen und den Zustand ihres Inhalts folgendermaassen vertheilt: im Frühling, von Mitte März[2]) an, also nach der Hauptbefruchtungszeit (s. unten), finden sich sehr kleine weisse Lappen mit fertigen Samenfäden und daneben ebenso kleine oder noch kleinere blassgraue, welche theils den eben (voriger Absatz) erwähnten Portionen mit anscheinenden Primordialeiern entsprechen, theils Canäle mit ruhendem Epithel[3]) enthalten. Diese letzteren blassgrauen Portionen vergrössern sich im Laufe der Frühlingsmonate und bis in den August immer mehr, zunächst allmählich und zuletzt sehr rasch und bedeutend, wobei immer einzelne Ballen besonders stark wachsen; indess die kleinen weissen Portionen mit fertigen Fäden während dieser ganzen Zeit stabil bleiben. Das Epithel der Canäle in den blassgrauen Lappen ist während deren Vergrösserung in den Frühlingsmonaten in allmählicher[4]) Vermehrung begiffen, indem die Inhaltszellen der jetzt gebildeten Spermatocysten[5]) sich durch mitotische Theilung vervielfältigen. Dem folgt zunächst ein bedeutendes Grössenwachsthum

---

2) Früher, als um diese Zeit, konnten mir meine Lieferanten niemals frisch gefangene Salamander verschaffen, meistens erst im April.

3) Dies soll hier immer bedeuten: mit Epithel ohne Zelltheilungen, sowie ohne Spermatogenese.

4) Zunächst ist sie langsam. In den Frühlingsmonaten und bis gegen Mitte Juni habe ich in den Hoden von mehr als 20 Männchen keine Zelltheilungen gefunden; bei zweien fand ich solche im Mai, und bei drei oder vier Thieren im Anfang Juni, aber in keinem dieser Fälle reichlich. Bei meinen Arbeiten von 1879 hatte ich auf Grund eines noch geringeren Materials bis Juni gar keine Theilungen getroffen und danach auf ihr völliges Fehlen zu dieser Zeit geschlossen, was nach dem Obigen zu corrigiren ist.

5) Vergl.: v. la Valette St. George (**22**), und in **6** und **8**.

der Cysten-Inhaltszellen und ihrer Kerne, welche beinahe die doppelten Dimensionen erreichen, als sie im Frühling hatten.

Dann, im Juli und August, manchmal schon im Juni, bricht erst die Hauptperiode der Zelltheilungen an, welche das Material für die Spermatozoenbildung zu liefern haben, indem die Elemente der eben erwähnten grosszelligen Cysten in Mitose treten. Hiermit wird die stärkste Vergrösserung der blassgrauen Lappen erreicht. In solchen grossen Lappen kann man im Juli und Anfang August oft ebenso viel Cysten mit Zelltheilungen, als ruhende antreffen. Immer ist die gesammte Zellenmasse in einer Cyste dabei gleichzeitig in Mitose, und die verschiedenen Phasen ungefähr der Reihe nach nebeneinander geordnet. Nach der ersten Theilung der grossen Zellen folgen noch mehrere Generationen, die entsprechend kleinzelliger sind. Da keineswegs alle grosszelligen Cysten im Lappen auf einmal in Proliferation treten, sondern dies sich durch die Sommermonate hinzieht, so findet man während derselben also grosszellige und kleinzellige Cysten im gleichen Lappen durcheinander gelagert[6]).

Diese Theilungen erfolgen schubweise, mit zwischenliegenden Intervallen, in denen die Proliferation im ganzen Lappen, oder doch an den meisten Stellen darin pausirt. Man kann deshalb auch in der Blütheperiode dieser Epithelvermehrung vielfach Thiere finden, bei denen in den grauen Lappen gar keine oder spärliche Theilungen anzutreffen sind. Die Gründe, die zur Annahme solcher Schübe nöthigen, hatte ich bereits in meiner früheren Arbeit dargelegt und erlaube mir hier darauf zu verweisen[7]).

Im September, hie und da schon um Ende August, sistiren die Zelltheilungsschübe bis auf einzelne Nachzügler, und es beginnt die Spermatozoenbildung, über die ich am citirten Orte, S. 240 ff., einiges Nähere mitgetheilt habe. Die Lappen, in denen Spermatozoenbildung stattfindet, haben nicht mehr die durchscheinend graue, sondern eine graulichweisse Färbung, die sich, je reifer der Inhalt wird, desto mehr dem Weiss nähert. Von jetzt an und den Winter hindurch sind es also nun auch die grössesten Lappen, welche diese weisse Farbe haben.

Der Inhalt dieser Lappen ist jedenfalls für die im Frühlings-

6) Vergl. 6, Fig. 48 und Text.

7) Ebenda, S. 249.

anfang stattfindende Hauptbefruchtung bestimmt, da dieselben nach dieser, wie oben erwähnt, ausgeleert sind.

Eine Erklärung fordert hierbei noch der Umstand, dass man (s. oben) auch nach der Frühlingsbefruchtung an den meisten Hodenabtheilungen eine Anzahl kleiner weisser Lappen mit fertigem Sperma noch durch den Sommer persistirend findet. Mir scheint, dass dies ein Reservematerial für eine zweite, im Spätsommer oder Herbst stattfindende Befruchtung sein könnte. Bekanntlich legen die Weibchen von März bis Mai (je nach dem Wetter früher oder später) Larven ab; aber bei vielen finden sich noch einmal Larven im September oder October. Dass dies Larven sein könnten, die vom Frühling an in den Eileitern persistirt hätten, ist nicht möglich, denn ich habe niemals, bei Untersuchung sehr vieler Weibchen, während der Sommermonate Larven oder jüngere Embryen bei solchen getroffen. Mit einer zweiten Befruchtung im August oder September würde die Sache völlig verständlich sein.

Bei dieser Gelegenheit mag einer Meinung gedacht werden, die ziemlich verbreitet zu sein scheint und bei Knauer (**13**, S. 260 und 62) Ausdruck gefunden hat: „dass männliche Thiere sehr selten gefunden würden, und dass gefangen gehaltene Weibchen, auch wenn sie mit Männchen nicht zusammentreffen, doch alljährlich lebende Jungen zur Welt bringen sollen". — Der erstere Punkt ist durchaus nicht richtig, wie ich jetzt nach einem sehr grossen Material sagen kann: denn ich habe für diese und andere Arbeiten nach und nach mindestens 500 erwachsene Salamander zu verschiedensten Jahreszeiten untersucht, bei mindestens der Hälfte davon die Geschlechtsdrüsen angesehen, und davon waren, wie ich schätze, ungefähr $^{1}/_{3}$ Männchen, $^{2}/_{3}$ Weibchen, die ersteren sind also nur um etwas weniger zahlreich. — Ueber den zweiten Punkt wage ich kein Urtheil zu äussern. Das Verhalten würde allem Anschein nach nur entweder durch Parthenogenesis, oder wahrscheinlicher so zu erklären sein, dass die Weibchen von einer einmaligen Befruchtung noch lange Zeit Sperma in den Genitalwegen zurückbehalten könnten[8]).

---

8) Knauer theilt a. a. O. mit, dass er ein einzelnes Weibchen separat in einem Terrarium gehalten, und von ihm zwei Mal im Jahr, im Frühling und im Spätherbst, gut gedeihende Larven erhalten habe. Nebenbei

Die obigen Angaben beziehen sich allerdings nicht auf frischgefangene Thiere (Sal. mac. kommt bekanntlich im norddeutschen Flachland nicht vor), sondern auf solche, die ich mir im März oder April aus Süddeutschland und Böhmen senden liess und in offnen Tonnen mit Moos, mit Regenwürmern gefüttert, in Gefangenschaft hielt, wobei sie Jahre lang ausdauern und reichlich fressen. Es ist möglich, dass die Zeitverhältnisse der Theilungsschübe und der Spermatogenese bei freilebenden Thieren etwas andere sein können, als die hier angegebenen, sehr erheblich kann diese Abweichung aber wohl kaum sein, da ich die Zeitverhältnisse durch mehrere Jahre übereinstimmend gefunden habe. Man wird also bei genauer Berücksichtigung der hier gegebenen Darstellung im Ganzen vorauswissen können, welche Zustände man in den männlichen Keimdrüsen des Erdsalamanders zu jeder Jahreszeit zu finden erwarten kann. Nur für die Verhältnisse im Winter und dem ersten Frühlingsanfang muss ich die Reserve machen, dass ich darüber, wegen Mangels an frischgefangenem Material, noch nicht hinreichend orientirt bin.

Ich habe die Ansicht äussern hören, dass bei Sal. maculosa, nach der Befruchtung im Frühling, sogleich die Spermatozoenbildung wieder begönne und allmählich und gleichmässig bis zum Winter fortlaufe. Dies ist also nach meinen Befunden nicht der Fall. Was im Frühling und Sommer geschieht, ist nur die Spermatocystenbildung, beziehungsweise die Zellenvermehrung in diesen Cysten; niemals (mit der geringfügigen Ausnahme, die ich hier[9]) anmerke) findet man im Frühling und der Sommermitte

---

will ich bemerken, dass die Schwierigkeit, die Larven bis zur Metamorphose gross zu ziehen, nicht so bedeutend ist, wie Knauer es an der gleichen Stelle meint. Ich habe nun schon seit drei Jahren, in gewöhnlichen kleinen Aquariumkästen, die täglich einmal ventilirt werden, je ein Dutzend oder mehr Larven zur Umwandlung für das Landleben gebracht (Fütterung mit Tubifex und kleinen Arthropoden), und dann die folgenden Winter und Sommer durch in Moos am Leben gehalten, indem sie auch dann Tubifex aus einer im Kasten angebrachten Wasserlache weiter frassen. — Pfitzner hat bereits darauf aufmerksam gemacht, dass für das Aufziehen der Larven mit bestem Erfolg Fischzuchtbehälter zu verwenden sind.

9) Bei einem Thier fand ich um Ende Mai an Schnitten eines blassgrauen mittelgrossen Lappens, in wenigen Canälen nahe der Peripherie,

schon Spermatozoenbildung in den Cysten; diese tritt erst im Herbst ein und ist gegenüber der vorgängigen Epithelvermehrung schon ohne Mikroskop, wie gesagt, daraus zu diagnosticiren, dass während der letzteren die bezüglichen Lappen noch durchscheinend grau sind, mit dem Eintritt und Fortschritt der Spermatozoenbildung aber immer mehr weisslich und undurchsichtig werden. In den kleinen weissen Lappen also mit fertigen Samenfäden, die man auch im Frühling und Sommer trifft, ist der Inhalt nicht um diese Zeit gereift, sondern datirt noch aus dem vorigen Herbst[10]).

Da diese zeitlichen Verhältnisse der Spermaentwicklung für das Folgende von einiger Bedeutung sind (s. unten), habe ich sie hier ziemlich ausführlich besprochen.

2.

Untersuchungs-Verfahren.

Die einfachste Methode zur Untersuchung der Spermatocyten-Theilung besteht in Zerzupfung der grau durchscheinenden Hodenballen, Fixirung und Färbung solcher Präparate auf dem Objectglas. Aus den angezupften Ballen breitet sich bei der Bearbeitung mit Nadeln der Inhalt wie ein zäher klarer Schleim auf der Glasfläche aus; indem man nach und nach alle festeren Portionen zersprengt, kann man ein solches Präparat von einem kleineren Läppchen rasch auf mehr als ein Quadratcentimeter Fläche ausbreiten, ein grosses Läppchen reicht für mehrere Präparate. Das Zupfen muss möglichst schnell geschehen, damit die Zellen nicht

---

Cysten, welche Spermatozoen in den Anfangsstadien ihrer Entwicklung enthielten (etwa wie in 6, Taf. IX (3), Fig. 58 am linken Rande), während der Lappen sonst lediglich verstreute Epithelvermehrung zeigte. Es ist möglich, dass man dies bei weiterem Suchen noch öfter finden könnte. Aber eine wesentliche Rolle kann es nicht spielen, sonst müsste es viel häufiger zu beobachten sein. Ich kann es einstweilen nur als eine örtliche Retardation der Spermatozoenbildung vom Herbst her auffassen.

10) Es müsste denn sein, dass in den Wintermonaten, über die ich keine hinreichende Erfahrung von frischgefangenem Material habe, nochmals kleine Neubildungsschübe eintreten könnten. — Bei in Gefangenschaft überwinterten Männchen, die ich in der Zeit vom November bis März untersuchte, waren stets die ganzen Hodenlappen weisslich und mit fertigen Samenfäden gefüllt.

durch Vertrocknung leiden; wenn ausgebreitet genug, wird das Object mit der Fixirflüssigkeit betropft. Als solche habe ich sehr viele versucht; anfangs Bismarckbraun oder Methylgrün in essigsaurer Lösung, die aber für Erhaltung des feinsten Détails nicht gut genug wirken; sie verursachen Quellung der Kernfäden, und ihre Tinction blasst zu bald ab. Nur mit zwei Mitteln habe ich bei diesem Verfahren gute Erfolge gehabt: mit dem von mir angegebenen Chrom-Essig-Osmiumgemisch[11]), und mit der von A. Brass[12]) für Protozoen benutzten Abänderung der Merkel'schen Lösung (Platinchlorid mit Chromsäure; die Brass'sche Lösung enthält dazu ein Minimum Essigsäure). Für die Hodenpräparate finde ich es besser, diese Lösung etwas stärker zu nehmen, als Brass es für seine Zwecke that; sehr genau kommt es bei meinem Object nicht auf die Concentration an. — Nachdem man mit diesen Flüssigkeiten wiederholt betröpfelt hat, lässt man das Präparat damit benetzt eine bis mehrere Stunden im feuchten Raum stehen, wobei es sich ziemlich fest am Objectglas anhärtet; dann wäscht man es im Wasserabguss bei schwachem Strom eine halbe Stunde aus, und tingirt es, mit Safranin- oder Gentianalösung betröpfelt, im feuchten Raum einige Stunden lang; endlich wird es wieder gewaschen und — immer mit dem ganzen Objectträger — in Alcohol absolutus extrahirt, dem man, wenn mit Osmiumgemisch fixirt worden war, eine Spur Salzsäure zugesetzt hat.

Die so erhaltenen Präparate haben, wenn richtig gemacht, das Angenehme, dass sie alle Zellen nebeneinander in einer Schicht ausgebreitet zeigen, und ihre Tinction gelingt oft sehr schön. Aber man reicht mit ihnen bei Weitem nicht aus; erstens misslingen sie oft, da schon ein wenig Austrocknung beim Zupfen die Kernfigur verzerren kann, und ferner, was die Hauptsache ist, man muss bei ihnen auf allen natürlichen Situs verzichten. Die Inhaltszellen der einen gesprengten Cyste gerathen beim Zupfen natürlich mit denen anderer Cysten bunt durcheinander. Damit verliert man einen Vortheil, durch den das Object sich gerade auszeichnet: es sind, wie ich schon a. a. O. beschrieb, vielfach alle Zellen einer Cyste gleichzeitig in Theilung, aber nicht alle in gleichen Stadien,

---

11) Behrens' Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie, 1884; für diesen Zweck ist die dort angegebene Mischung etwa 5fach zu verdünnen.

12) Brass, Biologische Studien, und: Behrens' Zeitschrift Bd. 1.

so dass man Gelegenheit hat, die aufeinander folgenden Phasen in einer solchen Cyste nebeneinander zu vergleichen[13]). An den Zupfpräparaten geht diese Chance meistens verloren.

Ich habe deshalb schon bei der früheren Untersuchung auch Schnittpräparate verwendet, damals nur mit Alcoholfixirung, die auch Leidliches leistet. Weit besser fixirt jedoch hier das Osmiumgemisch in starker Concentration, das ich hauptsächlich benutzt habe, indem ich die ganzen Hodenballen darin härtete, nach Celloidindurchtränkung schnitt und die Schnitte mit Safranin oder Gentiana färbte. Diese nachträgliche Schnittfärbung habe ich der Durchfärbung der Stücke mit Hämatoxylin vorgezogen; letztere gelingt zwar auch an den Osmiumgemischpräparaten, falls man sie mehrere Tage lang und unter öfterer Bewegung[14]) in der Hämatoxylintinctur lässt, aber die Kerntinction ist mir dabei nicht genügend, unvergleichlich viel matter als an Safranin- oder Gentianapräparaten. Letztere Farbstoffe aber lassen sich, wegen des nöthigen Wiederextrahirens, für Durchfärbung von Stücken nicht gut anwenden.

Die Celloidindurchtränkung muss bei diesen Hodenläppchen sehr allmählich, sorgfältig und langdauernd, am besten auch unter öfterer Bewegung, vorgenommen werden, da die äussere Bindegewebskapsel (nach Härtung in Osmiumgemisch) sehr schlecht durchdringbar ist. Auch bei langem Liegen in Celloidinlösung bleiben oft noch kleine Portionen im Inneren undurchtränkt und bröckeln beim Schnitt aus.

---

13) So viel mir scheint, schreitet der Eintritt der Mitose vom Fuss der Cyste gegen ihre Spitze zu fort; man trifft also nebeneinander geordnet die ganze Phasenreihe, ähnlich, wenn auch nicht so elegant, wie im Wandbeleg des Embryosacks bei Pflanzen.

14) Um Tinctionsflüssigkeiten, sowie schwer zu imbibirende Fixirflüssigkeiten (Osmiumsäure, Osmiumgemische, Chromsäure) in festere Gewebsstückchen möglichst rasch und tief eindringen zu machen, benutze ich einen einfachen Schüttelapparat, der nach einem Gedanken meines Assistenten Herrn Reinke's nach Art eines Mühlrades aus Blech construirt, in der Mitte einige verschliessbare Kammern enthält, in welche verschlossene Gläser festgeschraubt werden. Der Apparat kann in jeden Wasserabguss gesetzt und durch einen schwachen Strahl beliebig lange in Drehung gehalten werden, und so ist für dauernden Flüssigkeitswechsel um das Präparat gesorgt. Das Durchfärben gelingt so viel rascher und gründlicher als ohne Bewegung.

Um völlig klare Détailbilder der Kerne zu haben, thut man gut das Celloidin vor dem Einschluss wieder aus dem Schnitt zu entfernen. Ich bringe dafür die Schnitte, nach der Färbung und Extraction, zunächst auf das Objectglas auf einen Tropfen Bergamottöl (welches bekanntlich Celloidin nicht löst), um sie auf diese Weise unzerrissen zu übertragen. Den grössten Theil dieses Tropfens saugt man dann mit Löschpapier ab und lässt einen Tropfen Nelkenöl dafür anfliessen, welcher sich unter den Schnitt saugt und allmählich das Celloidin in ihm auflöst. Dann saugt man auch diesen Tropfen ab, erneuert ihn und saugt wieder ab, und deckt dann mit Damarlack ein; bei vorsichtiger Ausführung kann man so auch sehr dünne Schnitte in situ festlegen, ohne dass etwas herausbröckelt.

Da man oft mehrere Thiere ohne Zelltheilung in den Hoden untersuchen kann, bis man auf eines mit solcher trifft[15]), so habe ich, um unnöthige Arbeit an Härten und Schneiden zu ersparen, bei jedem getödteten stets zuvor einen grauen Hodenlappen durch Zupfen und Essigsäurezusatz geprüft, ob er Theilungen enthielt. Ist dies der Fall, so kann man fast sicher sein, in den übrigen grauen Lappen desselben Thieres ebenfalls Zelltheilung zu finden, und diese dann zur Härtung einlegen.

Nach dem Gesagten ist die Untersuchung, wenn sie sich auf Thiere von verschiedenen Jahreszeiten erstrecken soll, schon an sich ziemlich mühsam und zeitraubend. Dabei hat die Beobachtung noch einige andere Schwierigkeiten. Zunächst sind die Hodenepithelien leichter, als die meisten anderen Zellenarten, einer künstlichen Veränderung durch die Reagentien zugänglich, namentlich Quellungen und Verzerrungen der Kerntheilungsfiguren; solche erhält man dann und wann, aus uncontrolirbaren Gründen, auch bei Behandlung mit Osmiumgemischen und Brass'scher Lösung, und man muss solche Trugbilder erst kennen lernen und auszumerzen wissen. Sodann haben die Kerne und die Anfangsstadien der Mitose hier eine nahezu kugelrunde Form und, wie gesagt, sehr massige und chromatinreiche Structuren, und sind deshalb lange nicht so klar zu durchblicken, wie die flacheren Kerne anderer Zellenarten von Salamandra, besonders die des ektodermatischen Epithels, der Bindesubstanzen und Capillaren, welche mir bei

15) Vergl. 6, S. 249.

früheren Arbeiten gedient haben. Auf diese Schwierigkeiten ist es zu beziehen, dass ich bei meinen früheren Versuchen an den Spermatocyten (6, 8) über einige Punkte nicht hinreichend in's Reine gekommen bin, welche ich im Folgenden aufklären kann.

3.

Dimorphismus der Mitose bei den Spermatocyten.

Eine höchst auffallende Eigenheit der Theilung bei dieser Zellenart ist mir erst im Laufe der letzten Jahre ganz klar geworden. Die Zelltheilung erfolgt hier mit zwei verschiedenen Typen der Mitose. Der eine von diesen Typen — um die Hauptsache kurz vorweg zu charakterisiren — unterscheidet sich nur wenig von der gewöhnlichen Phasenreihe der Mitose, wie sie bei den Zellen anderer Gewebe vorkommt. Der andere weicht in den Formen der Metaphasen, sowie in der zeitlichen Ausdehnung einiger Erscheinungen, erheblich ab. Um mich kurz ausdrücken zu können, will ich die erste Form die homöotypische, die zweite die heterotypische nennen[16].

Die beiden Formen treten aber keineswegs ganz bunt durcheinander auf, sondern dieser Dimorphismus der Mitose ist der Regel nach auf verschiedene Generationen vertheilt.

Die frühesten Zelltheilungsschübe, die man im Frühling trifft, folgen der homöotypischen Form. Bei den zwei einzigen Mai-Thieren, bei denen ich bis jetzt in ziemlich reichlich verstreuten Nestern Theilungen im Hoden gefunden habe, war nur diese Form vorhanden, ebenso bei einzelnen Thieren vom Juni. Bei allen diesen waren die Zellen der Cysten noch nicht zu ihrer Sommergrösse herangewachsen, sie maassen durchschnittlich 20 μ, ihre Kerne bis 14 μ.

Dagegen die massenhaft auftretenden Theilungen der grossen Zellen im Sommer (28—30 μ, Kerne 20—22 μ) haben mit wenigen Ausnahmen die heterotypische Form. Auch die erste Tochtergeneration dieser grossen Zellen, durch entsprechend geringere Grösse der Zellen (18—20 μ) und Kerne (12—14 μ) kenntlich, behält die letztere vorwiegend bei, aber es tritt in ihr da-

---

16) Ich bitte vorläufig einen Blick auf die Figurenreihen Taf. XXIII, XXIV und XXV zu thun, und die schematische Darstellung auf Taf. XXVI zu vergleichen.

neben in erheblichem Maasse die homöotypische auf. Noch mehr ist dies der Fall bei der drittfolgenden, abermals kleineren Generation (Zellen 14—15 μ, Kerne 8—9 μ), wo die beiden Formen sich ziemlich die Waage halten.

Fast durchweg findet man in je einer Spermatocyste alle Theilungen entweder von heterotypischer oder von homöotypischer Form. Selten kommen Ausnahmen davon vor; diese aber sind ganz sicher. In zwei Fällen bis jetzt habe ich Cystendurchschnitte mit Zellen des grössesten, im Sommer vorkommenden Kalibers gefunden, in denen die grösseste Zahl der Zellen in heterotypischer Theilung, eine Minderzahl aber in homöotypischer standen, und es konnte dabei ganz sichergestellt werden, dass beide einer und derselben Cyste angehörten; Zellen mit Mitosen der einen Form grenzen unmittelbar an solche mit der anderen. In einigen Fällen habe ich dies ebenso bei Tochtergenerationen gefunden.

Mehr Tochtergenerationen der grossen Zellen als zwei scheinen mir nach den vorfindlichen Zellengrössen nicht vorzukommen. Es lässt sich danach über die Zellvermehrung in Salamanderhoden folgende tabellarische Uebersicht geben[17]).

a. Erste Vermehrung des Canalepithels nach der Befruchtung, behufs Spermatocystenbildung (im Frühling, stellenweis im Hoden wohl bis in den Sommer verzögert)	Mittelgrosse Zellen	Homöotypische Form der Mitose.
Heranwachsen der Zellen in den Cysten zur		
b. Ersten Generation der Spermatocyten	Grosse Zellen (28—30 μ)	Heterotypische Form, mit seltener Beimischung von homöotypischer.
c. Zweite Generation	Mittelgrosse Zellen (18—20 μ)	Heterotypische Form als häufigste, doch daneben reichlich homöotypische.
d. Dritte Generation	Kleine Zellen (14—15 μ)	Heterotypische und homöotypische Form ziemlich gleich häufig.

17) Vergl. dafür was oben in dem Abschnitt: Zeitliche Verhältnisse etc. gesagt ist.

Ich habe mit Rücksicht darauf, dass die erste Vermehrung des Canalepithels nach dem homöotypischen Modus erfolgt, daran gedacht, ob nicht alle Fälle von diesem Modus, die man später trifft, Canalpartien entsprechen könnten, welche noch in der ersten Zellvermehrung begriffen wären; indem dieser Vorgang in ungleicher localer Vertheilung im Hoden eintreten, und sich stellenweise bis in den Sommer verzögern könnte. Dann würde man denken können, dass alle homöotypischen Theilungen, die man im Sommer trifft, zu dieser ersten Vermehrung (a. in der Tabelle) gehören könnten, und dass die grossen Zellen und ihre Töchter sich lediglich heterotypisch theilten. Diese Vermuthung musste ich aber bald aufgeben, da sich ja, wie eben beschrieben, ausnahmsweise beide Formen in der gleichen Cyste vereinigt finden, und zwar dies auch in Cysten, welche, wie die Grösse der Zellen zeigt, zu der Kategorie b. der Tabelle gehören.

Es sind also die beiden Formen sicher nicht streng je an eine Generation gebunden; es drückt sich in ihrem Vorkommen nur die allgemeine Regel aus (vergl. die Tabelle), dass, nachdem die erste Regenerationsvermehrung homöotypisch verlief, die Mitose bei ihren nächsten Producten, den grossen Zellen, fast durchweg in die heterotypische Form hinüberspringt, um dann in den folgenden Generationen theilweise und zwar immer reichlicher in die Homöotypie zurückzuschlagen.

Eine nähere Untersuchung der Spermatogenese bei Salamandra, welche die Morphologie der Spermatocystenbildung noch specieller berücksichtigt als ich früher gethan habe, würde über das Obige gewiss noch genauere Aufklärung geben. Eine solche Arbeit habe ich erspart, weil sie inzwischen von anderen Seiten (Grünhagen, Benda u. A.) auch für Amphibien in Angriff genommen ist und nähere Mittheilungen darüber in nächster Aussicht stehen. Was bisher über die Cystenbildung und Spermatogenese bei Urodelen bekannt ist, findet man bei v. La Valette St. George (**20**) und in meiner früheren Arbeit (**6**).

Es mag hier noch gleich bemerkt sein, dass die Diagnose der beiden verschiedenen Typen an Schnitten sich besonders leicht aus dem Fehlen oder Vorhandensein der eigenthümlichen Tonnenformen in der Metakinese (Fig. 21—25, Taf. XIV) ergiebt, welche für die heterotypische Theilungsart charakteristisch sind.

Ich lasse nun die nähere Beschreibung beider Theilungsformen folgen.

4.

Die heterotypische Form.

Die ruhenden[20]) Kerne der Spermatocyten (Fig. 1, Taf. XXIII) besitzen eine sehr massige und sehr chromatinreiche Kernstructur. Diese besteht aus dicken Strängen, welche in ziemlich gleichen Abständen und im Ganzen in leicht gewundener Form angeordnet sind, so dass ein solcher Kern eine gewisse Aehnlichkeit mit einem Knäuelstadium der Theilung hat. Diese Stränge sind zu einer Stelle am Kernumfang, dem Rabl'schen Polfeld (vergl. **18**) in der Weise orientirt, welche Rabl (a. a. O.) als allgemeines Gesetz für den ruhenden Kern sowie für die Knäuelstadien ermittelt hat. Zwischen diesen dicken Strängen sind feinere, unregelmässiger disponirte Brücken ausgespannt (s. Fig. 1) und setzen jene untereinander in Verbindung; ein ganz ähnliches Verhalten, wie ich es früher (**8**, S. 133—134, Fig. G im Text S. 134) beim Kern der Ovarialeier von Siredon und Salamandra beschrieben habe. Das Chromatin der Kerne ist vorwiegend in den dicken Strängen angehäuft, in den dünneren spärlicher vertheilt. Die Nucleolen sind sehr klein, liegen in den Strängen oder zwischen ihnen verborgen und können erst durch Mittel, welche diese blass machen (Osmiumsäure, Wasser) gut sichtbar gemacht werden.

Näheres über diese Kernstructur wird im zweiten Abschnitt dieser Beiträge folgen. Ich bemerke vorläufig, dass für das Erkennen der Anordnung von Fig. 1 eine bestimmte Lage des Kernes erforderlich ist; wenn man ihn in der dagegen senkrechten Richtung oder in schiefer vor sich hat, so machen die optischen Querschnitte und Kreuzungen der Fäden den Eindruck eines gleichmässigen Netzwerks mit verdickten Knotenpunkten, Bilder, die ich früher gezeichnet habe.

Die Zellkörper der Spermatocyten zeigen während der Kernruhe eine schwach angedeutete, unregelmässig concentrische Structur, sonst keine bemerkbaren Formverhältnisse. Einen Nebenkern, wie ihn Platner (**17**) in den Spermatocyten von Helix nachgewiesen hat, vermag ich hier nicht wahrzunehmen, ohne übrigens

---

20) Das bedeutet: die nicht in Theilung stehenden Kerne.

hiermit in Abrede zu nehmen, dass er in sehr unscheinbarer Gestalt auch hier vorhanden sein kann.

Für die folgende Beschreibung der Theilung stelle ich voran, dass die Reihenfolge der Formen, wie sie dargestellt werden soll, ganz sicher ist. Es ist mir in einigen Fällen geglückt, Spermatocyten während des grösseren Theils oder wenigstens während der ersten oder letzten Hälfte ihrer Theilungsdauer im Leben zu controliren, indem das Object in der Hodenflüssigkeit, oder unter Zufügung von etwas Humor aqueus, mit einem Oelwall vor Verdunstung geschützt wurde. Einen solchen Fall habe ich früher[21]) gezeichnet. Der Versuch glückt selten, denn die Zellen sterben leicht ab, an den blassen lebenden Figuren ist auch natürlich nicht alles Détail sichtbar, aber das, was ich gesehen habe, ist ausreichend für die Feststellung der Reihenfolge. Ausserdem findet man, wie schon a. a. O. erwähnt ist, in je einer Cyste meist alle Zellen in gleichzeitiger Theilung und zwar vielfach so, dass die Stadien in fortschreitender Reihenfolge nebeneinander geordnet sind, ebenso, nur nicht ganz so gleichmässig geordnet, wie im Wandbeleg eines pflanzlichen Embryosackes.

Die Knäuelform weicht von der der gewöhnlichen Mitose nur dadurch ab, dass ihr die sehr fein- und enggewundenen Anfangsstadien fehlen, welche bei Epithelien, Bindesubstanzellen und anderen stets vorkommen (Näheres im II. Abschnitt). Die rauhen Stränge des ruhenden Kerns (Fig. 1) glätten sich im Spirem aus und die feineren Zwischenbrücken scheinen zunächst zu schwinden oder werden doch undeutlich. Mit dieser ersten Spirembildung tritt bereits die Längsspaltung der Fäden auf (Fig. 3, 4, 5). Ich hatte sie früher (**6**, **8**) in diesen Stadien übersehen, und in der That fordert sie eine aufmerksame Untersuchung, da wegen der kugeligen Form dieser Knäuel die vielen Deckungen und Verkürzungsbilder der Fäden recht hinderlich sind, sodann auch deshalb, weil die Spaltfäden hier sehr bald und sehr unregelmässig von einander abrücken (Fig. 6, 7 a b), so dass dann nachher der Parallelismus nicht mehr überall hervortritt. Namentlich in den Anfangsstadien muss man sich günstig liegende Kerne suchen, wie Fig. 3, 4, um die Spaltung deutlich zu sehen. Nach Durchsicht eines sehr grossen Materials kann ich es aber als ganz

21) In **6**, Taf. IX (3), Fig. 35.

sicher hinstellen, dass in diesem Stadium die Längsspaltung abläuft und auch die völlige Längstrennung der Schwesterfäden (das heisst, ihre Entfernung von einander) schon vollzogen wird — dies letztere im Gegensatz zu der gewöhnlichen Mitose, bei welcher bekanntlich diese völlige Längstrennung erst im Stadium der Metakinese abläuft und die Halbfäden dann sofort nach verschiedenen Seiten des Aequators separirt werden.

Dabei tritt, gerade wie bei der gewöhnlichen Kerntheilung, bald eine Verdickung und zugleich Verkürzung der Fäden ein (Fig. 6, 7). Die Knäuel haben in diesem Stadium, und auch schon im vorhergehenden der Fig. 3 und 4 [22]) eine sonderbare Disposition dergestalt, dass nach der einen Seite zu die Windungen sich dicht geschlängelt zusammenhäufen, auf der entgegengesetzten mit graderem Verlauf und in ziemlich gleichem Abstand über den Kernumfang ziehen, während das Innere des Kerns nur von wenigen Zügen durchsetzt ist (Fig. 6, 7). Das Rabl'sche Polfeld, das sich bei geeignet liegenden Kernen gut sehen lässt (Fig. 2, 7), liegt nicht ganz genau opponirt mit jener Stelle der dichten Windungen; um bestimmte Lagebeziehungen der Fäden zu diesem zu ermitteln, ist die Anordnung hier allzu verwickelt (vergl. Fig. 7 a und b und ihre Erklärung).

Freie Enden der Fäden sind in diesen Stadien mit Sicherheit nur selten zu finden und existiren auch wohl meistens nicht mehr, wie sich alsbald aus den folgenden Stadien ergeben wird.

Die Zahl der ursprünglichen (primären) Segmente beträgt zwölf, ist also nur halb so gross wie bei Zellen anderer Gewebe von Salamandra. Das Nähere hierüber folgt unten; in den Knäueln ist ein Zählen nicht möglich.

In diesen Knäueln tritt im Inneren, zwischen den chromatischen Fäden, eine unregelmässige, streifig-netzige Structur hervor, die ich in den Figuren andeute und in Analogie des bei anderen Zellenarten Gefundenen [23]) als wesentliche Anlagesubstanz der Kernspindel [24]) betrachte. Noch ehe die letztere deutlich auftritt,

---

22) In diesen Figuren sind jedoch der Deutlichkeit zu Liebe die Fäden an den Stellen, wo sie sehr dicht liegen, nicht alle mit gezeichnet.

23) 8, S. 220 ff., 318 ff., Taf. XXV a.

24) Entsprechend dem Vorschlag, den ich in der Botanischen Zeitung 1884 gemacht habe, nenne ich die achromatische Fadenspindel jetzt einfach

lagert sich jetzt das Fadengewinde immer mehr centrisch zusammen.

Dies giebt die Figuren (Fig. 9 bis 16), welche der Sternform bei anderen Zellenarten entsprechen. Sie sind als solche freilich wenig typisch; die Fäden haben meist keine freien Enden, welche als Strahlen hervorträten, ihre Lagen sind mehr geschlängelt als gerade, und das Ganze macht, wenn vom Pol gesehen (Fig. 9, 13, 14), mehr den Eindruck eines Kranzgewindes als eines Sterns. Doch ist in diesen Kränzen immerhin ein Theil der Fadenzüge so deutlich speichenartig disponirt (Fig. 13, 12), dass wohl ohne Zweifel irgend ein rädiär wirkendes Kräftespiel jetzt im Gange sein muss[25]), so dass sich die Bezeichnung dieser Kränze als Sternform wohl aufrecht halten lässt. Die Form ist dabei meist etwas abgeflacht im Sinne der Aequatorialebene. Vielfach ist das Gewinde eng gegen das Centrum zusammengedrängt (Fig. 11, 12, 15), in anderen Fällen sehr ausgebreitet (Fig. 9, 13); was an die „Systolen und Diastolen“ erinnern kann, die ich anderen Ortes von der Sternform beschrieben habe.

Demnächst tritt die achromatische Spindel deutlich in Erscheinung (Fig. 15 ff.). Das Nähere darüber wird bei ihrer Sonderbesprechung unten (s. den Abschnitt: Kernspindel) mitgetheilt. Hier nur so viel, dass die Spindel nicht in einem freien Raume auftaucht, der sich etwa mitten in dem chromatischen Gewinde lichtete, sondern schräg daneben, einseitig eng angelagert auftritt, wie es besonders Fig. 17 deutlich zeigt; solche Bilder sind sehr zahlreich zu finden.

Es ist bereits gesagt, dass die Fäden jetzt, und schon im Ausgange der Knäuelform, meistens keine freien Enden besitzen. Hiermit verhält es sich so: bei der Längstrennung (Fig. 3 u. f.) scheiden sich vielfach die beiden Fädenhälften gleich nicht völlig von einander, sondern bleiben mit den äussersten Enden aneinander haften; oder, wo auch die Enden sich zunächst trennen,

---

„Kernspindel“. Dieser Name ist also nicht, wie ihn Strasburger früher gefasst hatte, auf die gesammte Kernfigur einschliesslich der chromatischen zu beziehen.

25) Dies geht auch daraus hervor, dass in dieser Phase eine deutlich strahlige Anordnung des Fadenwerkes im Zellkörper auftritt (vergl. Fig. 13, 12).

verkleben sie nachträglich wieder. Dass es so ist, geht unfraglich aus den folgenden Formen hervor: man sieht in diesen (Fig. 8, 9, 10, 16, 18, 21) anfangs hie und da, aber selten, noch freie Enden der Fädenpaare, später keine solchen mehr, sondern völlig geschlossene Schleifen; dies ist bei recht locker beschaffenen Figuren, wie z. B. Fig. 9, an vielen Schleifen ganz deutlich verfolgbar, und auch bei dichter gebauten ergiebt es sich an solchen, die einzeln herausgerückt liegen (Fig. 16, 18, 21). Die Endverschmelzung ist so gründlich, dass ihre Stelle einstweilen gar nicht erkennbar bleibt; sie wird dies erst später in der Tonnenform durch die äquatorialen Anschwellungen, die unten Besprechung finden [26]).

Es ist ganz das gleiche Verhalten, welches E. van Beneden am Ei von Ascaris megalocephala entdeckt hat (2). Ich verweise auf seine dortigen Figuren 18 u. 25 Pl. XIX; auf den Gegenstand habe ich bei der Beschreibung der Metakinese alsbald zurückzukommen.

Demnächst tritt nun die Kernspindel, in bauchiger Form und mit zierlicher gleichmässiger Streifung, deutlich hervor (Fig. 15 u. f.); an Präparaten, die mit Safranin und Gentianaviolett successiv gefärbt sind, nimmt sie einen gelblichen Farbenton an, der sie besonders leicht kenntlich macht. Mit ihr erscheinen auch deutlich die Strahlungen, die von den Polen in die Zellsubstanz, aber nicht weit hinausreichen. — In diesem Stadium nimmt das chromatische Fadenwerk anscheinend sehr sonderbare Dispositionen an: es liegt oft fast ganz einseitig oder in mehreren Hauptballen der Spindel an (Fig. 17, 18, 19, 20), von diesen Hauptballen schlingen sich einzelne Fädenzüge an der Spindel entlang, scheinbar ohne jede bestimmte Ordnung [27]). Wenn man von solchen

26) Es soll aber auch nicht unerwähnt bleiben, dass manchmal in diesen und den nächstfolgenden Stadien auch deutlich einzelne freie Fädenenden zu finden sind (Fig. 8, 9, 14, 15, 18 unten, 20 links); letztere Figur steht schon dicht vor der tonnenförmigen Metakinese. Ich constatire einstweilen die Thatsache, ohne eine bestimmte Erklärung dafür zu wissen. Möglich ist es ja, dass an einzelnen Segmenten die Endverschmelzung sich verzögert, oder selbst ganz ausbleibt.

27) Diese Figuren sind oft so wirr, dass man bei erster Bekanntschaft mit ihnen glauben könnte — wie ich dies auch anfänglich gethan habe —, dass sie Verzerrungen durch die Reagentien entsprächen. Aber ich muss dies

Figuren ausgehend die umliegenden mustert, so findet man alle möglichen Uebergänge zu den regelmässigen Tonnenformen, wie sie Fig. 22 u. 23 zeigt: vergl. Fig. 21. Es macht den Eindruck, als würde durch richtende Kräfte, die von der achromatischen Kernspindel oder ihrem Inneren ausgehen, das chromatische Geschlinge über die Spindel gezerrt und gespannt, und allmählich ihren Reifen entsprechend gerichtet, so dass ein chromatischer Fadenzug an einer achromatischen Faser entlang zu liegen kommt. Ich sage, es macht diesen Eindruck; mehr kann man, wie mir scheint, noch nicht sagen, ohne in's Hypothetische zu verfallen. Aber gewiss ist die Anordnung, die hier geschieht, leichter verständlich unter der Annahme, dass die richtenden Kräfte von der Kernspindel ausgehen, die ein Gebilde von fast mathematischer Form ist, als dass sie etwa von den chromatischen Fäden aus wirken sollten, welche in diesen Stadien so ganz unordentlich vertheilt erscheinen.

Immer mehr werden sie nun aus dieser Unordnung in die Form übergeführt, welche Fig. 22, 23 und 24 zeigen, und welche gerade durch ihre Regelmässigkeit auffällt. Ehe sie erreicht ist, giebt es vielfach Bilder, wie Fig. 19—21, in denen der grösste Theil der chromatischen Stränge schon den Spindelfasern angeordnet liegt, ein anderer Theil aber noch in wirren Touren herausgeschleudert erscheint und manchmal auch über die Pole weit hervorragt. Aber auch sie werden schliesslich in Ordnung gebracht und es liegt nun die Form der chromatischen Figur vor, die ich schon früher als den Spermatocyten besonders eigenthümlich beschrieben habe und die sich am einfachsten mit einer bauchigen Tonne vergleichen lässt.

Die chromatischen Stränge, den Spindelfasern anliegend, bilden die Längsreifen dieser Tonne (Fig. 22, 23). Nach den Polen zu endigt nirgends ein Strang frei, sondern stets gehen je zwei in leicht abgerundetem Winkel in einander über, was man bei guter Färbung schon an den Längsansichten der Tonnen, noch deutlicher in Polaransichten (Fig. 24) erkennt. Aber auch im Aequator giebt

völlig ausschliessen, nachdem ich immer wieder festgestellt habe, dass diese irregulären Gewinde in denselben Präparaten vorkommen, wo die sonstigen Stadien so gut wie nur möglich fixirt sind, und dass sie sich überall in unmittelbarer Nachbarschaft der letzteren finden.

es, im Anfang dieser Form, wohl noch keine Unterbrechungen. Mit vollständiger Sicherheit kann man bei einem Theil der Fäden sehen, dass sie vollständig geschlossene Schlingen bilden, deren zwei Schenkel an den Polseiten winklig in einander umbiegen, und im Aequator fortlaufend zusammenhängen (Fig. 21 rechts, und einzelne in 22, 23). Im Aequator zeigen diese Zusammenhangstellen vielfach eigenthümliche Anschwellungen (s. ebenda, vergl. meine früheren Figuren Taf. 9 (3), Fig. 59 a in **6**, und Fig. S, 5, S. 258 in **8**). Theils stellen sie einfache Verdickungen dar, theils sind es je zwei Knöpfchen, die nach entgegengesetzten Seiten des Fadens vorragen. Im letzteren Fall erscheint manchmal in der Mitte eine helle Stelle (s. die oben citirte Fig. 59 a in **6**). Die einfachen Verdickungen sind zuweilen länglich ausgezogen. — In denselben Figuren, wo dies an den einen Fadenschlingen vorliegt, finden sich aber an anderen vielfach an derselben Stelle Unterbrechungen der chromatischen Fäden (Fig. 23). Es sind zum Theil wahre Discontinuitäten des ganzen Fadens, zum Theil nur des Chromatins in dem Faden, indem sich oft noch ein untingibler Strang als Verbindungsbrücke wahrnehmen lässt. Diese Stellen entsprechen meistens der Aequatorialebene, hie und da liegen sie auch etwas von ihr entfernt.

Diese Tonnenform hat mir früher viele Räthsel aufgegeben und ich habe bei ihrer Deutung in einem Punkt geirrt. Es ist klar, dass sie dem zeitlichen Verlauf nach dem Stadium der Metakinese bei der gewöhnlichen Mitose entspricht; und ich nahm früher an, dass die Längsspaltung der Fäden und Längstrennung der Spalthälften in ihr erfolge, indem ich in einigen Fällen glaubte, in diesem Tonnenstadium Spaltung an ihnen zu sehen, und den Umstand, dass dies für gewöhnlich nicht gelingen wollte, darauf schob, dass wie erwähnt grade bei diesen Zellen leicht Quellungen und Conglutinationen durch die Reagentien eintreten. Jedoch bessere optische Mittel und bessere Fixirungen haben mir nicht nur Sicherheit gegeben, dass in diesem Stadium niemals mehr Längsspaltung vorkommt, sondern haben mir ja auch, wie oben beschrieben ist, gezeigt, dass dieselbe in der That bereits in dem vorhergehenden Knäuelstadium (Fig. 3—7) abgelaufen ist. In den Tonnen der Fig. 22 u. f. ist also jeder chromatische Faden bereits längst ein Halbfaden, obwohl er, wie der Vergleich mit Fig. 3 u. f. zeigt, erheblich dicker

ist als die dortigen Halbfäden. Die Wiederverdickung und entsprechende Verkürzung ist hier schon jetzt eingetreten, während sie bei der gewöhnlichen Mitose erst nach der Metakinese, in den Tochterfiguren geschieht.

Ueber die ununterbrochenen schlingenförmigen Zusammenhänge der Fäden (Fig. 9 u. andere) verdanke ich ein volles Verständniss erst den schönen Arbeiten E. van Beneden's am Ei von Ascaris megalocephala. Er hat gefunden, dass bei der Kerntheilung dieses Eies die secundären Fäden[28]), wenn sie sonst in der ganzen Länge schon vollkommen getrennt sind, mit den Enden aneinanderhaften bleiben; erst hierdurch bin ich näher darauf aufmerksam geworden, dass in den radiären Stadien, welche einige Seiten weiter oben besprochen sind (Fig. 9, 13), gleichfalls schon ganz regulär derartige continuelle Schlingen vorhanden sind; es war mir dies wohl schon früher aufgefallen, ich hatte es aber damals fälschlich für eine künstliche Verklebung der Enden durch die Reagentien gehalten.

Nach der Analogie von van Beneden's Object also stellt sich der Vorgang hier einfach so dar (vergl. Schema, Taf. XXVI B):

---

28) Van Beneden bezeichnet sehr zweckmässig die Fäden, so lange sie noch nicht längsgespalten sind, als primäre, die nachherigen Spaltfäden als secundäre. Ich benutze dies im Folgenden, vermeide aber den Ausdruck v. Beneden's „primäre und secundäre Schleifen“ (anses), welcher nicht allgemein passt; denn wie im zweiten Abschnitt zu zeigen sein wird, tritt bei vielen, wenn nicht bei allen Kernen die Längsspaltung schon in den frühen Knäuelformen ein, wo man von Schleifen noch nicht sprechen kann. van Beneden hat übrigens selbst schon vollkommen richtig vermuthet, dass meine früheren Befunde an den Hodenzellen von Salamandra sich nach den seinigen bei Ascaris anders würden deuten lassen, als es damals von mir geschehen war. Er sagt (2, S. 384): „La division des cordons primaires dans les cellules spermatogènes de la salamandre à probablement échappé à Flemming, et les méridiens des figures doliformes ne sont pas des cordons primaires, mais des anses secondaires unies bout à bout“. So ist es in der That; die viel früher erfolgende, damals von mir übersehene Längsspaltung der Fäden ist oben (S. 404—5) beschrieben worden. Uebrigens existirt zwischen van Beneden's Object und dem meinigen auch in der Form dieser Phase eine Uebereinstimmung, zwar nicht bei der ersten Theilung des Ascaris-Eies (flache Figuren), wohl aber bei den weiteren Blastomeren: van Beneden's Fig. 15, Taf. 19 zeigt von einer solchen eine Mitose, die einer Tonnenform von Salamandra sehr ähnlich ist.

Die Längsspaltung je eines Segments liefert einen in sich zurücklaufenden Reifen, indem die Enden der beiden Secundärfäden sich zusammenheften. Diese Haftstellen sind in dem Schema (B 1, 2) durch kleine Kreuze markirt. In der Metakinese (d. i. die Tonnenform) wird nun jeder solcher Reif so über die Spindel geschlungen, dass je ein Secundärfaden auf eine Polseite gezogen wird, also die Mitte jeder derselben (im Schema Taf. XXVI B 1, 2, 3 mit * bezeichnet) zu der Stelle der polaren Umknickung wird, die Verbindungsstelle der Fädenenden aber (mit † im Schema markirt) in den Aequator zu liegen kommt.

Es entspricht dies im Wesentlichen völlig dem Verhalten der Metakinese bei der gewöhnlichen Mitose: auch bei dieser werden die abgespaltenen Fäden in der Art auf verschiedene Polseiten verlagert, dass später ihre Mitten den polaren Umknickungen der Tochterschleifen entsprechen und ihre Enden nach dem Aequator gerichtet sind (vergl. dafür die mit Kreuzen und Sternen bezeichneten entsprechenden Stellen in A 2, 3, 4 Taf. XXVI); der Unterschied ist nur, dass diese Enden unverschmolzen waren und bleiben, und ferner, dass der Parallelismus der Schwester-Spaltfäden bis kurz vor ihrer endgültigen Trennung gewahrt bleibt, während er bei den Spermatocyten und beim Ascaris-Ei schon früher verloren geht.

Die Tonnenform ist also keine Phase sui generis, sondern nur eine sonderbar verkappte Metakinese; als welche ich sie ja auch früher schon aufgefasst hatte, obwohl ich die näheren Vergleichspunkte damals noch nicht klar übersah.

Räthselhaft bleiben mir bei dieser Form jetzt nur noch die äquatorialen Anschwellungen der chromatischen Fäden (Fig. 21—23). Am nächsten würde es liegen, auch sie nach Analogie von van Beneden's Befunden an Ascaris zu erklären. Er findet, dass im Ascaris-Ei die primären Fäden, wenn sie sich längs spalten, an den Enden keulen- oder knopfförmig verdickt sind; diese Verdickungen bleiben dann an den zusammenhaftenden Enden der secundären Fäden eine Zeit lang bei Bestand[29]). Ich würde die sonderbaren äquatorialen Knöpfchen der Tonnenspeichen bei meinem Object gern in gleicher Weise erklären; aber ich ver-

29) S. die Figurenreihe unten auf van Beneden's Pl. XIX bis, besonders Fig. 25.

mag bis jetzt in den vorangehenden Stadien (Fig. 8 bis 20), in welchen ja auch geschlossene Schlingen deutlich abzugrenzen sind, an diesen keinerlei entsprechende verdickte Stellen zu finden; sind sie da, so müssten sie in diesem Stadium doch noch ganz unscheinbar sein, und die starken knopfförmigen Vorwölbungen müssen erst in den Stadien auftreten, welche, wie Fig. 20—21, zu den Tonnen hinüberführen; denn an diesen sieht man sie zuerst. So viel ist aber wohl gewiss, dass das Erscheinen der Knöpfchen mit einer irgendwie differenten Beschaffenheit der Segment*enden* in Beziehung steht, da sie *in dieser Form* eben nur an den verschmolzenen Enden, nie im übrigen Verlauf der Fäden auftreten. Sie sind nicht zu verwechseln mit den Ungleichmässigkeiten in den Durchmessern der Fäden, welche bald hier, bald da in den Tonnen (Fig. 22, 23), und sehr allgemein in den Endstadien derselben (Fig. 25) erscheinen und für diese gleich näher zu besprechen sind.

Die Metakinese dauert bei den Spermatocyten auffallend lange. Während sie bei Epithel-, Bindegewebs-, Muskel- und Drüsenzellen grade durch ihren raschen Verlauf ausgezeichnet ist und deshalb in den Präparaten viel seltener getroffen wird, als andere längerwährende Phasen, ist es an den Hodenzellen grade umgekehrt: die Tonnenformen machen fast die Hälfte der Mitosen aus, die man in Hoden mit lebhafter Zellvermehrung antrifft.

Die Endform der Metaphasen, welche den Uebergang zum Dyaster bildet (Fig. 25), hat noch dieselbe Tonnenform wie die zuletzt beschriebene; sie unterscheidet sich zunächst dadurch, dass im Aequator oder in seiner Nähe, statt der Zusammenhänge und Knöpfchen der Fäden, immer zahlreichere Unterbrechungen zu finden sind. Ich möchte glauben, dass die erste Trennung stets im Aequator stattfindet, dass aber nachträglich noch einige Verschiebung und Herüberzerrung der Trennungsstellen stattfinden kann, denn man findet dieselben unfraglich auch ausserhalb des Aequators; während die knopfförmigen Verdickungen nur in oder nahe diesem zu treffen sind. — Es wird also nun jede Schlinge, die früher von einer Polseite zur anderen reichte, im Aequator in zwei Hälften zerlegt, die sich allmählich polarwärts von einander begeben und dabei ihre Schenkel verkürzen. Dies geschieht aber nicht an beiden Schenkeln gleichmässig — wenn dies durchgehend

der Fall wäre, so müsste man alsbald die beiden Dyasteren von einander abrücken und eine helle Marke zwischen beiden auftreten sehen, so wie es bei der gewöhnlichen Mitose ist. Anders bei unserem Object: hier (Fig. 25) verkürzt und verdickt sich vielfach der eine Schenkel, während der andere noch dünn bleibt. Ausserdem scheint es mir möglich, dass jetzt der Knickungswinkel an der Polseite seine Stelle zeitweilig ändert; denn man findet vielfach Fäden von Schleifenform, deren einer Schenkel sehr kurz und dabei dick ist und nicht weit vom Pol endigt, während das freie Ende des anderen sich zum Aequator, oder selbst über ihn hinaus nach der entgegengesetzten Seite erstreckt.

Die kürzeren Schleifenschenkel in der Polargegend liegen hierbei vielfach nach auswärts umgeklappt und aus der Figur herausgeschlagen (Fig. 25); auch kommt es wohl vor, dass ein solcher Schenkel auf eine Zeit lang so stark umgebogen wird, dass der Winkel fast ausgeglichen erscheint, und der betreffende Schenkel fast in der Richtung der Spindelfasern am Pol hervorragt[30]).

Bemerkenswerth ist in diesem Uebergangsstadium die ungleiche Dicke der Fäden. Wenn das eine Schenkelpaar einer Schleife sich im Aequator getrennt hat, das andere dort noch zusammenhaftet (vergl. Fig. 25, am linken Rande), sind oft die schon freigewordenen Schenkel stark verdickt, ebenso die Stellen der noch zusammenhängenden dicht am Aequator, dagegen die polaren Strecken der letzteren Schenkel stark verdünnt. Es giebt den Eindruck, als würden die Fäden gleich einer weich elastischen Substanz durch Kräfte, welche sie nach den Polen zu ziehen streben, eine Zeit lang geknetet und gezerrt, bis sie diesem Zuge nachgeben und folgen.

Auch diese Zwischenstadien zwischen Metakinese und Dyaster haben eine relativ lange Dauer, man findet sie recht zahlreich fixirt.

Die endgültige Umordnung in den eigentlichen Dyaster hingegen muss rasch geschehen, denn es lassen sich nur selten in

---

30) Es entspricht dies offenbar den Herausbiegungen von Schenkeln, welche auch bei der gewöhnlichen Mitose in der Dyasterform vorkommt (vergl. **5**, Taf. 17, Fig. 15, 16, Taf. 18, Fig. 6; **6**, Taf. 8 (2), Fig. 15 c; **8**, Taf. III b, Fig. 45).

den Cysten, welche Theilungen der heterotypischen Form enthalten, in irgend erheblicher Zahl Figuren antreffen, welche die beiden Tochtersterne noch in Form breiter Kronen, mit einer schmalen äquatorialen Marke zwischen ihnen zeigen (Fig. 26 hier, entsprechend Fig. 1 k, Taf. VI in **8** oder Taf. 18, Fig. 6 in **5**)[31]). Dagegen findet man massenhaft Tochtersterne vom Habitus der Fig. 27, 28, 29 hier. Ihr Entstehen aus den Formen Fig. 25 kann also nur so aufgefasst werden, dass sich in letzteren relativ rasch auch die längeren Schleifenschenkel verkürzen und verdicken und die beiden Gruppen dann schnell auseinanderrücken.

An diesen Dyasteren habe ich nun einen sonderbaren und einstweilen unerklärlichen Vorgang zu beschreiben: ihre Fadenschleifen spalten sich normal noch einmal der Länge nach (Fig. 26—28).

Dass dies überhaupt in der Tochtersternform vorkommen kann, habe ich schon bei meinen ersten Arbeiten über die Zelltheilung (**5**, Taf. 17, Fig. 9) gefunden und weiter in **6** (S. 215) und **8**, S. 261—262) besprochen. Ich hatte solche doppelstrahlige Tochtersterne in sehr einzelnen Fällen bei ektodermatischen Epithelzellen, und etwas häufiger bei den hier in Rede stehenden Spermatocyten gesehen. Bei dem ersten derartigen Befund, zu einer Zeit, wo ich mich in dem Irrgarten der Fadenfiguren eben erst zurechtzufinden begann, konnte ich noch vermuthen, dass man es dabei mit einer Verspätung der ersten Längsspaltung zu thun haben möge (**6**, S. 215). Nachdem ich aber erkannt hatte, dass die Längsspaltung gerade die Bestimmung erfüllt, die Zahl der Segmente für die Tochterkerne zu verdoppeln (**6** und **8**), musste ich jene Vermuthung fallen lassen und habe angenommen, dass die fraglichen Figuren lediglich abnorme Varianten des Kerntheilungsvorgangs seien (**8**, S. 262), bei denen, auf Grund irgendwelcher Anomalie in der Zelle, die Metakinese missglückt und die Spaltfäden sich dabei nicht dislociren, sondern noch im Zusammenhang zu je zweien überlagert werden[32]). Ich habe zwar damals auch

31) Wie beispielsweise auch Fig. 1 k, Taf. VI oder Taf. 18, Fig. 6 in **5**.

32) van Beneden (**2**, p. 383) hat wohl diese Stelle übersehen oder missverstanden; da er äussert „was Flemming für eine verspätete Längsspaltung genommen habe, die erst in den Tochterkernen einträte, sei nach seiner Meinung eine zweite Längsspaltung. Wenn es anders wäre, und die von Flemming

an eine nochmalige Längsspaltung in den Tochterkernen gedacht (s. dieselbe S. 262), glaubte sie aber nicht annehmen zu können, „weil dann die Zahl der Schleifen grösser werden müsste, als es nach den Befunden erscheint“.

Die Annahme, dass die Spaltungen in den Tochtersternen Abnormitäten sind, kann ich nun aber nicht mehr aufrecht halten, wenigstens nicht für die heterotypische Theilungsform bei den Spermatocyten. Denn ich finde zu eigener grosser Ueberraschung, dass sie hier ganz normal und durchgehend vorkommt.

Dies war nicht ganz leicht festzustellen. Die Fälle, in denen ich diese Spaltungen früher gefunden hatte, betrafen auf dem Objectglas gefärbte Zupfpräparate; diese sind dafür günstig, weil beim Zupfen des frischen Objects hie und da eine Zelle, wenn sie lebend und weich auf die Glasfläche gelegt wird, sich etwas abplattet und dadurch die Kernfigur in übersichtlicher Ausdehnung zur Ansicht bringt. Aber man muss bei dieser Methode natürlich lange nach solchen Bildern suchen. In Schnittpräparaten andererseits hat man eine reichliche Auswahl der fraglichen Stadien, aber dafür sind die Figuren in ihrem natürlichen Situs fixirt, engkronenförmig zusammengedrängt, und es ist in diesem dichten Gewirr von gefärbten Fäden schwer, die Längsspaltung zu sehen; in vielen Figuren bleibt es mit jetzigen Mitteln ganz unmöglich. Aber bei geduldigem Suchen findet man doch eine Menge von Fällen, wo die Tochterfiguren etwas lockerer sind und mit Zeiss $^1/_{18}$ und bester Beleuchtung durchaus sicher die Fädenspaltung erkennen lassen (Fig. 26 bis 28). Ich habe nun Hunderte von solchen Fällen, und zwar von mehreren verschiedenen Thieren, vor Augen gehabt und würde, bei Wochen langem Suchen, leicht Tausende hinzufügen können. Dass man sie nicht noch öfter feststellt, hat ausser dem eben erwähnten noch einen anderen Grund: wie ich es früher hinlänglich bekannt gemacht habe, werden durch die Reagentien auch bei anderen Zellenarten die schon gespaltenen

---

dargestellte Längsspaltung der Trennung der primären Schleifen entspräche, so würde diese ganz ihre eigentliche Tragweite (Halbirung des Chromatins für die Tochterkerne) verlieren“. Das ist ganz richtig; aber ich hatte ja auch die spaltstrahligen Dyasteren als Resultate einer verunglückten Metakinese, als eine Anomalie aufgefasst, nicht aber so, als ob die primäre Spaltung erst in den Tochterkernen begänne.

Fäden (der ersten Längsspaltung) vielfach wieder zusammengebacken, wenn auch sonst der Habitus der Kernfiguren gut erhalten ist. Das kommt natürlich auch im vorliegenden Falle oft vor, und man hat also nur bei Fixirungen von ausgesuchter Güte die Aussicht, die Spaltung überall in natürlicher Weise erhalten zu treffen. Endlich kommt in Betracht, dass man die Erscheinung nicht in allen Figuren der Dyasterphase erwarten kann; denn da sie innerhalb dieser beginnt und verläuft, so wird man auch Dyasteren treffen, in denen sie noch nicht eingetreten ist. Doch kann sie schon bald nach der äquatorialen Trennung ausgesprochen sein; dies lehren Bilder wie Fig. 26, die man allerdings nicht häufig beobachtet.

Sehr wichtig ist mir hierfür, dass ich mich auch hier auf einen ähnlichen Befund van Beneden's am Ascaris-Ei beziehen kann. Er ist der Erste, der für dieses sein Object auf eine normale zweite Längsspaltung der Dyasterschleifen geschlossen hat[33]). Er hat, wie er selbst äussert (a. a. O.), keine vollkommene Gewissheit darüber gewonnen, da er die Längsspaltung selbst nicht verfolgte; aber sie ist ihm so wahrscheinlich erschienen, dass er sich dafür bereits auf die früher von mir gefundene Spaltung in Tochtersternen bezogen, und mit Recht vermuthet hat, es könne sich bei diesen, wie bei seinem Object, um eine zweite Längsspaltung in den Tochterkernen handeln[34]). Nach meinem jetzigen Befund, in dem diese Spaltung direct und vielfach gesehen werden konnte, besteht für mich kein Zweifel, dass es sich mit ihr in den

---

33) **2**, p. 343: „On constate fréquemment que le nombre des cordons chromatiques et des filaments réunissants à direction méridienne est plus considérable (que 8). Ce nombre est souvent difficile à déterminer; mais il m'a paru être, dans certains cas, double ou à peu près double de ce qu'il devrait être, si l'on s'en rapporte aux premiers stades: il est de seize environ. Je n'ai pu découvrir, d'une façon positive, la cause de cette multiplication des méridiens. Je soupçonne qu'ils peuvent se diviser longitudinalement en deux cordons parallèles." Die Gründe dafür findet van Beneden in folgenden zwei Punkten: „Dans la plupart des oeufs de ces stades les filaments sont beaucoup plus grêles qu'au début de la formation des disques subéquatoriaux (= Tochtersterne)", und: „Dans quelques tonneaux j'ai observé des couples de cordons adjacents, ou courant au voisinage l'un de l'autre, parfaitement identiques l'un à l'autre".

34) **2**, p. 283.

Blastomeren von Ascaris ebenso verhält wie in den Spermatocyten des Salamanders; und es lässt sich denken, dass sie noch weitere Verbreitung hat.

Dies um so mehr, als Carnoy[35]) in einigen Fällen bei sehr verschiedenen Objecten, Pflanzen und Insecten[36]), ebenfalls eine ganz entsprechende Längsspaltung in Tochterkernen beschreibt. Die Ansicht Carnoy's über diese Figuren kann ich freilich nicht theilen; er deutet sie nicht als zweite Längsspaltung, sondern als erste, welche sich nach seiner Anschauung manchmal erst im Dyasterstadium soll einstellen können. Meine Gründe hiergegen kommen unten zur Besprechung.

Von der ersten Längsspaltung wissen wir nach den Arbeiten von Heuser, van Beneden und Rabl, was ich bis dahin nur hatte vermuthen können: dass sie es ist, in welcher das Princip der Chromatin-Halbirung für die Tochterkerne wesentlich begründet liegt. Was die zweite Längsspaltung zu bedeuten hat, erscheint einstweilen als ein völliges Räthsel. Das ist gewiss kein Grund, diesen Vorgang ohne Weiteres für durchaus unwichtig zu halten. Auch die erste Längsspaltung ist zunächst, nachdem ich sie gefunden hatte, mit ziemlich gleichgültigen Augen angesehen und ihrer Constanz nach bezweifelt worden, bis die erwähnten Arbeiten ein volles Licht auf ihre Bedeutung warfen. Wir wissen nicht, ob sich nicht auch an die zweite Spaltung irgendwelche fernere Aufschlüsse über das Wesen der Kerntheilung knüpfen können.

Um dabei aber nicht zu viel zu erwarten, wird man gut thun gleich festzuhalten, dass dieser Vorgang keine allgemeine Verbreitung besitzt. Ich habe sofort, nachdem ich die zweite Spaltung an den Spermatocyten festgestellt hatte, nochmals auf das Sorgfältigste geprüft, ob sie nicht auch bei Zellen anderer Gewebe (Epithel, Bindesubstanzen, Pflanzengewebe u. A.) regelrecht vorkommt, ob ich sie hier nicht doch früher übersehen habe. Aber sie fehlt hier wirklich, bis auf die ganz wenigen und seltenen Fälle, die ich früher erwähnt habe[37]) und die, wie ich gleich

35) 3, p. 332 und 336, Fig. 73.

36) Embryosack von Lilium, Majanthemum und Paris; Hoden von Calopteryx virgo. Der Befund Carnoy's an Clubiona, Fig. 191 a. a. O., den er mit heranzieht, scheint mir nicht hierher zu gehören; s. unten.

37) 6, S. 215; 8, S. 261.

noch bespreche, vielleicht noch ganz anders zu erklären sind. Es ist zwar in den Tochtersternen der erwähnten Gewebe für gewöhnlich[38]) unmöglich, in den späteren Formen des Dyaster die einzelnen Schleifen deutlich abzugrenzen, geschweige denn zu zählen, wie dies im Anfang dieser Phase noch ausführbar ist: denn in diesen Geweben besitzt ein Tochterstern gleich nach der Metakinese 24 Schleifen, während es bei den Spermatocyten nur 12 sind[39]), und die 24 liegen in jenen späteren Formen so eng gedrängt, dass man ausser einzelnen äquatorial hervorragenden Enden fast nur einen Haufen von optischen Quer-, Schräg- und Längsschnitten sieht (vergl. z. B. Fig. 52 hier oder Fig. 45 in 8). Aber nach den Dickenverhältnissen dieser Enden und Durchschnitte kann eine zweite Spaltung der Fäden in diesen Geweben ausgeschlossen werden. Zur Illustration dafür wolle man die Figuren in meinem Buch (8) auf Taf. III b ansehen, welche mit naturgetreuer Berücksichtigung der Fädendimensionen gezeichnet sind[40]), oder auch diejenigen in Rabl's Arbeit (**16**), von denen sicher das Gleiche gilt. Man sieht da, was ich im Text des Buches S. 236 näher besprach, dass die Fäden nach der ersten Spaltung, im Aster und im Anfang der Metakinese, dünn sind, sich während der letzteren und bis in den Dyaster allmählich verkürzen und verdicken, und zwar durchaus so, dass man annehmen kann, es hat jede Einzelschleife dabei stets im Wesentlichen das gleiche Volum an chromatischer Masse behalten. Geht man zu Stadien über, welche noch etwas weiter als Fig. 45 in 8, Taf. III b gediehen und zwischen ihr und Fig. 46 a. a. O. gelegen sind, so findet man dort die Fäden keineswegs dünner, oder gar nur halb so dünn als in Fig. 45; ihre Dicke bleibt vielmehr so wie in dieser, und hält sich ebenso auch durch die Knäuelform der Fig. 46[41]) am citirten Orte, und durch den darauf folgenden Uebergang zum Ruhezustand.

38) Hie und da gelingt es bei besonders sperrig und lose gebauten Figuren, wie man sie namentlich auf Grund von Pikrinsäurewirkung manchmal erhält.

39) Vergl. unten im Abschnitt: Zahl der chromatischen Segmente.

40) Es können dafür die Uebersichtsskizzen auf Taf. VIII des Buches verglichen werden, in denen ich das Gleiche schematisch auszudrücken gesucht habe.

41) Bei Fig. 46 ist für die Fädendicke zu berücksichtigen, dass sie stärker vergrössert gezeichnet ist.

Ich bemerke noch besonders, dass ich für diese Controluntersuchungen anderer Gewebe nur solche Präparate ausgewählt habe, in denen die Fädenspaltung in den Prophasen und Metaphasen (Knäuel, Sterne, Metakinese) überall scharf erhalten, und keine Quellung und Wiederverbackung der Fäden vorhanden ist[42]). Wo letztere vorliegt, könnten natürlich auch in Tochterkernen die Halbfäden einer etwaigen zweiten Spaltung wieder verbacken sein und wäre deshalb kein sicherer Entscheid zu machen.

Hiernach musste ich mich natürlich fragen, wie denn jene ganz vereinzelten Fälle von doppeltstrahligen Tochtersternen bei Epithelzellen der Haut aufzufassen sind, die ich früher beschrieben habe[43]). Ich hatte sie früher als Varianten, Anomalien der Kerntheilung gedeutet, die ausnahmsweise einmal vorkommen und vielleicht gar keinen regelrechten Ausgang haben, und ich wüsste auch nichts, was bestimmt hiergegen spräche. Aber es scheint mir jetzt noch eine andere Auffassung dieser Figuren möglich und näher liegend. Bekanntlich treten in Epithelien und anderswo oft mehrkernige Zellen in Mitose; solche Fälle habe ich früher mehrfach gezeichnet[44]). Es könnte sein, dass meine früher gesehenen, vorher citirten Figuren nur solche gewesen wären, wie die unten citirte Fig. 3 in VII: zweikernige Zellen mit gleichzeitiger Theilung beider Kerne und Fädenspaltung in beiden Kernfiguren. Die achromatische Spindel, die darüber Aufschluss geben müsste, hatte ich ja in jenen ersten Arbeiten (5) noch nicht constatirt.

Aber nicht nur bei diesen Zellenarten (Epithel, Bindegewebe, Muskeln u. A.) fehlt eine zweite Längsspaltung, sondern auch bei der anderen, homöotypischen Theilungsform der Spermatocyten, die unten beschrieben ist. So schwierig hier bei den kleineren Zellgenerationen die Verhältnisse zu durchschauen sind, so kann ich doch ganz sicher aussagen, dass bei dieser Form im Dyaster keine Verdünnung und Vermehrung der Schleifenfäden sich finden

---

42) Solche naturtreue Fixirung ist fast stets an Präparaten grosszelliger Epithelgewebe zu finden, die mit meinen Osmiumgemischen (schwache Formel, oder starke Formel in 4—10 facher Verdünnung) abgetödtet sind. Hier findet man niemals Verklumpungen in den erwähnten Stadien.

43) **5**, Taf. III, Fig. 9.

44) **6**, Fig. 16, Taf. VII und **7**, Fig. 3, Taf. III.

lässt, wie sie zu finden sein müsste, wenn auch hier eine zweite Spaltung vorkäme; und dass ich bei dieser Form auch niemals, bei vielem Suchen, eine Spur von Doppelfäden in den Tochtersternen gesehen habe.

Hiernach scheint, so merkwürdig dies aussieht, bei Salamandra die zweite Längsspaltung auf die heterotypische Theilungsform der Spermatocyten beschränkt zu sein, falls sie sich nicht in irgendwelchen anderen Geweben noch finden sollte. Dass dies Verhalten nicht auf Amphibien beschränkt sein dürfte, zeigt der oben citirte Befund Carnoy's im Insectenhoden. — Ferner ist die zweite Längsspaltung bis jetzt bei der Furchung des Eies (Würmer, van Beneden, s. o.) und bei Zellen des pflanzlichen Embryosacks (Carnoy, s. o.) gefunden worden; bisher also stets bei Zellen des Generationsapparates[45]).

Die (achromatische) Kernspindel ist während der Dyasterphase sehr deutlich zu sehen (Fig. 27, 29, 30), zwischen den Tochtersternen ausgespannt, ohne jede Unterbrechung oder Markirung im Aequator, und hier allmählich bauchig anschwellend. Letztere Erscheinung, von Strasburger u. A. bei Pflanzenzellen so vielfach bemerkt, die sich mit Scheidewandbildung theilen, ist also auch hier zunächst vorhanden, obwohl die Theilung des Zellkörpers hier unter Abschnürung erfolgen wird.

Strasburger hat nach seinen Befunden an Pflanzen angenommen, dass, wenigstens bei vielen Zellenarten, die Zahl der achromatischen Fäden vermehrt wird, indem zu den Fasern der Spindel noch neue aus dem Zellplasma hinzugebildet werden. Bei den hier beschriebenen Spermatocyten, sowie bei den Pflanzenzellenarten, deren Mitose ich näher kenne (besonders Fritillaria u. a. Liliaceen), finde ich für solche Annahme keinen zwingenden Grund. Die Spindeln gewinnen ohne Zweifel in der Aequatorialgegend und überhaupt an Dicke, aber ihre Faserung wird dabei auch so viel lockerer, dass die Verdickung lediglich auf eine innere Aufblähung zu beziehen sein könnte.

Man kann in diesen Stadien (und so auch in den folgenden) viele achromatische Fasern deutlich durch den Aequator verfolgen

---

45) Wenn die einzelnen doppelstrahligen Dyasteren im Hautepithel so erklärt werden können, wie ich es auf voriger Seite versucht habe.

(Fig. 23 bis 30), was übrigens bei Pflanzenzellen (vergl. Fig. 52 ff. von Fritillaria) noch viel leichter ist. Deshalb kann ich nicht annehmen, dass die Meinung van Beneden's, nach welcher die Spindel im Ei von Ascaris aus zwei, stets äquatorial getrennt bleibenden Hälften bestände, allgemeine Gültigkeit hat[46]). (Näheres darüber unten bei: Kernspindel.)

Die achromatischen Fäden sind, wie meine Figuren zeigen, bei den Spermatocyten in diesen Stadien nicht alle genau parallel disponirt und verlaufen vielfach etwas geknickt und gebogen. Sie sind mit einzelnen sehr feinen blassen Körnchen belegt; ebensolche bemerkt man in den Räumen, die sie zwischen sich lassen. Einzelne gröbere, mattglänzende Körner, von verschiedenen Grössen, erscheinen jetzt theils zwischen den Fasern der Spindel, theils ausserhalb im Zellkörper (Fig. 29—32).

Die polaren Enden der Spindel, nur wenig über die Tochtersterne hinausragend, sind im Anfang der letzteren oft etwas verjüngt (Fig. 29 oben) und markiren sich scharf, in der Folge werden sie blasser und undeutlicher begrenzt (Fig. 30—31).

Es beginnt dann, wie allgemein, noch im Dyasterstadium die Theilung des Zellkörpers, und wie überall, wo diese durch Einschnürung geschieht, fängt diese einseitig an (Fig. 29). Wenn sie um den Zellenleib so weit herumgeschritten ist, wie in Fig. 30, sieht man durch die noch unabgeschnürte Verbindungsstelle beider Hälften das achromatische Fädenbündel glatt hindurchgehen, ohne dass auch jetzt irgend eine Unterbrechung oder Markirung im Aequator an den Fäden zu finden wäre, die sich mit der pflanzlichen Zellplatte vergleichen liesse.

Die vollkommene Abschnürung des Zellkörpers tritt hier bei den Spermatocyten, im Verhältniss zu der Phase der chromatischen Figur, um ein Geringes früher ein, als bei anderen Zellenarten, z. B. Epithelzellen, wo sie meist erst mit dem Anfang des Dispirems coincidirt. Bei den Spermatocyten erfolgt sie in Stadien wie Fig. 31, die nach der polaren, deutlich radiären Ansicht noch zum Dyaster zu rechnen sind. — An der Abschnürungsstelle wird

---

46) Eine Continuität der Spindelfasern von Pol zu Pol, wie ich sie für mein Object annehmen muss, beschreibt auch Platner (22) bei der Zelltheilung im Hoden von Schmetterlingen. Die centrale Differenzirung der Spindel, die er hier fand, ist bei Salamandra nicht ausgesprochen.

der mittlere Theil der Spindelfäden nach erfolgter Trennung in der Art fixirt, wie es Fig. 31 zeigt: obwohl hier die Zellkörper durch vollständigen Zusammenschluss der Schnürmarke bereits ganz von einander getrennt sind, sieht es aus, als ob diese centralen Spindelfasern noch aus einer Tochterzelle in die andere zusammenhingen. Anders ist es mit den peripheren Spindelfasern. Diese werden schon vor der Abschnürung immer mehr in eine, vom Tochterkern aus radiäre Anordnung verlagert, welche unmittelbar nach der Zellentrennung (Fig. 31) am deutlichsten ist: es geht dann ein strahliger Büschel von achromatischen Fasern von der Kernfigur in die Zelle hinaus, und seine Enden verbinden sich mit den Fadenwerken der Zellsubstanz. Dies bleibt, wenn auch allmählich undeutlicher werdend, bis in die folgende Phase.

Von einer Zellplatte im Aequator, entsprechend der pflanzlichen, wie sie auch für Hodenzellen von Arthropoden beschrieben worden ist (Carnoy), lässt sich hier bei Salamandra nichts bemerken; ich habe wenigstens vergeblich alle Aufmerksamkeit verwandt, um in den bezüglichen Stadien (Fig. 30—31) in der Mitte des achromatischen Fädenbündels irgend eine Differenzirung zu bemerken, und wenn sie existirt, muss sie sehr fein und versteckt sein. Der scharfe äquatoriale Trennungscontour in Fig. 31 entspricht selbstverständlich der eingeschnürten Ectoplasmaschicht des Zellkörpers (die Einschnürung siehe in Fig. 30); mit letzterer splittert schon das Fädenbündel der Spindel auseinander.

Zum Vergleich zeichne ich in Fig. 52—54, Tafel XXV einige bezügliche Stadien einer Liliacee (Fritillaria): hier tritt im Dispirem zunächst im Aequator die Veränderung auf, dass helle, spindelförmige Lückenräume zwischen den Spindelfasern erscheinen und sie auseinanderdrängen, indem zwischen je zwei solchen Lücken sich ein verschärfter Längscontour zeigt (Fig. 53), und die ganze Spindelmasse dabei ein compactes, dichtstreifiges Gefüge annimmt (ebenda), während sie vorher (Fig. 52) viel lockerer aussah. Weiter werden die hellen Längslücken schmäler (Fig. 54), und jetzt erscheinen, anfangs in Form äusserst feiner Körnchen oder Knötchen, in der Aequatorebene die „Elemente der Zellplatte", die sich dann vergrössern. Ob ihre ersten Anlagen als kleine Verdickungen von Fasern, oder neben ihnen auftreten, ist mir bei ihrer anfänglichen Feinheit unmöglich zu entscheiden.

Von dieser Differenzirung also ist bei den Spermatocyten von Salamandra nichts zu bemerken.

Das Dispirem (Fig. 32, 33) geht aus den Endformen der Dyaster hervor, indem die in diesem dicht um die Axe zusammengedrängten Segmente zunächst sich allmählich von dieser peripheriewärts entfernen, und zugleich nahezu axial-parallele Lagen annehmen; dabei erhalten sie nach und nach leichte auswärts convexe Biegungen (vergl. die citirten Figuren) und manchmal leichte Schlängelungen (ebenda). Der geringe Grad dieser Schlängelung bildet den Hauptunterschied dieser Tochterknäuel der Spermatocyten gegenüber der gleichen Phase vieler anderer Zellenarten; und es spricht sich grade hierin recht deutlich aus, dass die Knäuelformen der Tochterkerne als Repetitionen der gleichen Mutterform gelten können. Denn bei den Spermatocyten zeichnet sich ja auch die entsprechende Mutterform, das Spirem, durch die Abwesenheit stärkerer Schlängelungen der Fäden und durch parallele Anordnung derselben aus, wofür meine obige Beschreibung jener Phase (Fig. 2—7) Zeugniss giebt; während bei vielen Zellenarten, wo die Dispireme windungsreich sind, ganz dasselbe auch bei den Spiremen der Fall ist.

An dem Polfeld[47]) der Tochterknäuel (siehe Fig. 33) ist zuweilen, aber nicht durchgehend, die bekannte Einbuchtung der Figur zu finden, welche bei anderen Zellenarten viel auffallender und lange bekannt[48]), von Heuser und Rabl (a. a. O.) besonders hervorgehoben, und durch die Entdeckung des letzteren Forschers wichtig geworden ist als Ausdruck dafür, dass hier auch für die folgende Ruhepause des Kerns die Polstelle prädestinirt werden wird.

Wenn die polare Einbuchtung, wie eben notirt wurde, sehr oft nicht zu finden ist, auch bei rein horizontaler Lage der Axe wie in Fig. 32, so mag sie darum doch auch hier typisch vorkommen, und nur eine sehr kurze Dauer gehabt haben, so dass sie gerade nicht fixirt wurde.

Ganz entsprechend der Auffassung Rabl's über die Fädenlage in diesen Formen sieht man freie Enden der Fäden gegen den

---

47) Vergl. Rabl a. a. O.

48) S. meine Abbildungen und Beschreibungen in 6 (verschiedene Figuren auf Taf. VIII daselbst) und 8.

Aequator zu (Fig. 32 und 33), und schleifenförmige Zusammenhänge gegen das Polfeld. In den Anfangsformen des Dispirems (Fig. 32, auch 33) kann man hie und da an der Polseite das Ende der achromatischen Spindel noch als einen blassen Kegel unterscheiden, in dem aber oft keine deutliche Streifung mehr zu sehen ist[49]); bald wird diese Erscheinung undeutlicher.

Eine achromatische Hülle des Tochterkerns bildet sich in den Stadien der Fig. 33 deutlich aus.

Die Tochterkerne haben mit dieser Form im Wesentlichen wieder den Habitus der ruhenden Spermatocytenkerne (Fig. 1) erhalten; es stellt sich auch die etwas ungleichmässige Vertheilung des Chromatins in den Strängen ein und giebt diesen das rauhe Aussehen, wie in der citirten Figur, und mit weiterer Lockerung des Strangwerkes treten dann auch die feineren chromatinarmen Zwischenbrücken, die man in letzterer sieht, in den Tochterkernen wieder auf (Fig. 33, 33 a); wie sie sich aber entwickeln, kann ich einstweilen nicht entscheiden. In Stadien wie Fig. 32 lässt sich noch nichts Deutliches davon bemerken, weil die chromatischen Fäden zu dicht liegen.

Das Verhalten der Reste der Spindelfäden in dieser Phase ist in allgemeiner Hinsicht bemerkenswerth. Wenige Seiten zuvor habe ich erwähnt, dass in den Endformen des Dyaster und den Anfangsformen des Dispirems der grösste Theil dieser Fasern in radiärer Anordnung in den Zellkörper hineinstrahlt und mit dessen Fadenwerk zusammenhängt. Diese Disposition ist nun auch noch dann erkennbar, wenn bereits die Kernmembranen der Tochterfiguren aufzutreten beginnen (Fig. 32—33); und darin liegt also eine Sicherheit dafür, dass diese aus der Spindel stammenden Fasern nicht ganz als geformte Dinge in den Aufbau der Tochterkerne wieder aufgenommen werden können, da sie noch draussen bestehen, wenn die letzteren durch ihre Hülle schon abgeschlossen sind; sondern dass sie in die Zellsubstanz eingehen. Letzteres hat Strasburger früher bereits für Pflanzenzellen besonders hervorgehoben (s. unten); wir haben hier ein Object, das es auch für thierische Gewebszellen besonders gut zeigt.

Ueber das endgültige Verhalten der Spindelspitzen und der Polarkörnchen habe ich an diesen Zellen wie auch an anderen

49) Vergl. Rabl S. 281—282.

keine volle Klarheit bekommen können. Nach den Stadien, in denen man die Spindelenden noch sieht (Fig. 33), zeigt sich dann an ihrer Stelle nur ein geringes Quantum diffuser mattglänzender Masse, und bald gar nichts mehr. Ob sich Spindelenden und Polarkörper in die Zellsubstanz vertheilen, wie ich früher (8, S. 245) nach dem Verhalten bei Eizellen angenommen habe[50]), oder ob sie doch in den Kern aufgenommen werden, lässt sich an diesen Objecten nicht ausmachen.

Bemerkenswerth ist noch, dass in den Endformen des Dispirems die beiden Tochterkerne mit ihren Längsaxen sich schief gegeneinander zu stellen pflegen (Fig. 33), wenn auch nicht immer in dem Grade wie in diesem Exemplar.

5.

Das Verhalten der Kernspindel[51]) (achromatische Figur).

Die Spindel ist bei den Spermatocyten, in der heterotypischen Form wie auch in der homöotypischen, relativ gross, bauchig geformt, und tritt damit deutlicher hervor als bei anderen Zellenarten der Urodelen, wo sie in der chromatischen Figur mehr versteckt liegt. So lassen sich hier einige nähere Einblicke in ihre Entstehung und Beschaffenheit thun.

Zum Ausgang dafür möchte ich in Erinnerung bringen, dass wir im ruhenden Kern folgende hauptsächliche Formbestandtheile kennen: 1) die Kernstructur (Fadenwerk oder Gerüst des Kerns), welche besteht: a) aus einer achromatischen Grundmasse des

---

50) Und wie es auch Platner (22) für die Spermatocyten von Lepidopteren annimmt; dies scheint mir wenigstens aus seiner Beschreibung a. a. O. S. 360 unten hervorzugehen, sowie aus S. 363 unten (Theilnahme der Spindelenden an der Bildung des Nebenkerns), und überhaupt daraus, dass nach Platner die Pole ausserhalb des Kerns angelegt werden.

51) Zur Erläuterung sei wiederholt, dass Strasburger und neuerdings Platner unter „Kernspindel“ etwas anderes verstehen, als ich. Sie bezeichnen so die ganze Figur, chromatische plus achromatische; ich dagegen, weil mir diese Ausdrucksweise für viele Fälle unzutreffend und zu Missverständnissen führend erscheint, nenne nur die achromatische Figur, welche wirklich spindelförmig ist, Kernspindel, gegenüber der chromatischen oder Kernfigur, welche bei den meisten bezüglichen Phasen und Objecten ganz andere Formen als die Spindelform zeigt (vergl. 8, S. 377—378).

Fadenwerks[52]), und b) aus dem in diese feinkörnig eingelagerten Chromatin; 2) aus den Nucleolen; 3) aus der Zwischensubstanz, die ich einstweilen der Bequemlichkeit wegen mit R. Hertwig Kernsaft nenne[53]); endlich 4) der Hüllschicht, Kernmembran, welche man nach Belieben zur Zellsubstanz oder zum Kern rechnen kann.

Die Herkunft der Spindel ist sehr verschieden aufgefasst worden. Strasburger liess sie, auch noch in seiner neuesten Arbeit (**21**), aus in den Kern dringender Zellsubstanz entstehen, worin sich ihm später Guignard (**10**, p. 365) anschloss.

Ich fand dagegen (**8**, S. 220—231), dass bereits in der Knäuelform neben den chromatischen Fäden blasse Stränge sich im Kern zeigen und reichlicher werden, zu einer Zeit, wo noch die Kernmembran scharf erhalten, ein Eindringen von Zellsubstanz also ausgeschlossen ist. Ich habe angenommen, dass diese Stränge aus der achromatischen Grundmasse der Fäden entstehen, indem diese sich während der Knäuelbildung von dem eingelagerten Chromatin sondert. Aus diesen Strängen habe ich die Bildung der Spindel wesentlich abgeleitet, da das Massenverhältniss beider, bei Salamandra wenigstens, damit ungezwungen stimmt, und habe angenommen, dass unter polarstreckenden Kräftewirkungen jene Stränge zu der Spindel formirt werden. Wenn also diese bei Wirbelthieren nach meiner Ansicht im Wesentlichen aus achromatischer geformter Substanz des Kerns entsteht, so habe ich doch gern zugelassen (**8**, S. 340—343), dass bei anderen Objecten, in specie Pflanzen, eine Addition von eindringender Zellsubstanz in Strasburger's Sinne hinzukommen könne.

Unter den Botanikern hat dann Heuser (**12**) sich dieser meiner Ansicht darin genähert, dass er die Spindelfäden zum Theil wie ich aus achromatischer Substanz der Kernstructur („hyaloplasmatische Scheiden" der Fäden, Heuser) hervorgehen lässt; zu dieser Anlage lässt er aber nach dem Schwinden der Kernwandung noch eindringende Zellsubstanz hinzufliessen, was meiner letzter-

---

52) Nucleo-Hyaloplasma Strasburger's. Da mir dieser Name doch zu lang erscheint, werde ich, bis sich auf Grund der Chemie ein bequemerer ergiebt, hier einfach von „Grundmasse" der Fäden sprechen.

53) Ohne hier für jetzt auf die Frage einzugehen, ob diese Substanz die Structur besitzt, die ihr von einigen Seiten zugeschrieben wird.

wähnten Concession entsprechen würde. — Pfitzner (16) leitet die Spindel, im Wesentlichen wie ich, aus geformter, nicht chromatischer Substanz des Kerns ab. Rabl (18) spricht sich über die Herkunft der Spindel sehr vorsichtig aus (S. 208—209), denkt aber darüber nach Allem ziemlich ebenso wie ich. Carnoy (3) nimmt gleichfalls an, dass die Spindel, und zwar ganz, aus achromatischer Substanz innerhalb des Kerns entstehe. Er zeichnet als Erscheinung ihrer ersten Anlage (z. B. Pl. II) dieselben blassen Stränge in den Knäuelformen, welche ich schon lange gefunden und als Anlage der Spindel beschrieben hatte (8, Taf. III b, vergl. oben), und welche Heuser und Guignard (a. a. O.) bestätigt hatten. Carnoy beschreibt auch Bilder, in welchen er sogar bei schon völlig gebildeter Spindel noch die Kernmembran erhalten zu sehen glaubt.

van Beneden kam dagegen am Ei von Ascaris zu dem Schluss, dass die Spindelfasern hier ihren polaren Theilen nach aus der Zellsubstanz (aus der „Sphère attractive“ v. B.), in ihrem äquatorialen Theil aber aus der Kernsubstanz stammen (a. a. O. p. 384—385). Eine fast übereinstimmende Auffassung vertritt neuerdings Platner (24)[54].

In den sehr lockeren Knäuelformen, die bei den Spermatocyten zur Zeit der Längsspaltung vorhanden sind (Taf. XXIII, Fig. 3—6 hier), lässt sich besonders gut das Innere solcher Figuren durchblicken, das zu dieser Zeit von chromatischen Fäden fast leer ist. Hier sieht man nun mit guter Oellinse und mittlerer Blende völlig klar, dass dieses Innere von einer recht dichten, nicht chromatischen Faserung erfüllt ist, welche, wie meine Figuren zeigen, schätzungsweise fast ebenso viel Masse ausmachen, wie die nachherige Spindel (vergl. Taf. XXIV, Fig. 15—18).

Besonders deutlich sieht man dies an Präparaten aus Osmiumgemisch, die mit Gentianaviolett gefärbt sind, weil bei dieser Tinction jenes Faserwerk sowie die Spindeln einen leicht bräunlichen Ton annehmen, der sie besser hervorhebt. In Formen wie Fig. 9 bis 14, welche den Uebergang von noch gerundeten Knäueln zu den Formen der Fig. 15 ff., Taf. XXIV bilden, ist die Kernmembran

54) Um nicht zu weitläufig zu sein, habe ich nur einen Theil der Literatur und diesen sehr kurz citirt, da ich an anderem Orte noch auf den Gegenstand einzugehen haben werde.

nicht mehr zu sehen. Das erwähnte blasse Faserwerk hört hier an Stellen, wo es die chromatischen Fäden freigelassen hat, vielfach mit einer unregelmässigen, rauhen, aber ganz deutlich abgesetzten Grenze nach Aussen zu auf (Fig. 9, 10). Eine bestimmte, längsstreifige Anordnung dieses Faserwerks ist jetzt noch nicht zu erkennen.

In den folgenden, radiären oder kranzartigen Formen sieht man nun, wie oben schon erwähnt wurde, zuerst die Spindel auftreten, blass, aber in unverkennbarer Form und Deutlichkeit (Fig. 15 u. folg. Taf. XXIV). Die Figuren müssen dazu geeignet liegen; an den meisten der gleichen Phase ist nichts davon zu erkennen, entweder, weil die Spindel durch die chromatischen Fäden gedeckt wird, oder auch, weil sie noch nicht deutlich ausgeprägt ist (so in Fig. 11—14). Sie erscheint, wie man sieht, einseitig und zugleich schief an die chromatische Figur angelagert, so zu sagen in sie hineingedrückt; diese Formen der letzteren Figur lassen nämlich vielfach eine Art Bucht auf einer Seite erkennen (siehe Fig. 17, 18), die eben der Anlagestelle der Spindel entspricht.

Dies stimmt sehr gut zusammen mit der Entdeckung Rabl's über den Bau der Knäuelformen bei Hautepithelzellen, und seinem daraus gezogenen Schluss[55]): „dass wirklich beide Pole an einer und derselben Knäuelseite auftreten"; und dass, wie Rabl hinzufügt, die Lage der Pole dann eine schiefe wird, indem die Spindel sich dann so in die chromatische Figur versenkt und hineindreht, dass ihr eines Ende sich an der Polfeldseite nach Aussen, das andere nach der entgegengesetzten wendet[56]).

So viel mir scheint, ist die Spindel in diesen ihren Anfangsstadien, und auch noch etwas weiter, constant etwas gekrümmt. Natürlich wird man dies nur bei geeigneter Lage genau erkennen, wie z. B. in Fig. 18 sehr deutlich; wo sie gerade erscheint, wie in Fig. 15, 17, kann dies daran liegen, dass sie sich in einer zu Fig. 18 senkrechten Ebene präsentirt.

Unverkennbar ist sie im Anfange kleiner, als später (vgl. Fig. 15 mit 22 u. folg.).

In Rabl's Figuren 7 A und 7 B Taf. VII a. a. O. ist dies

---

55) 18, S. 233.

56) Vergl. dafür Rabl's schematische Figurenreihe Taf. XII, 2—5 a. a. O.

etwa ebenso ausgesprochen; in seiner schematischen Reihe auf Taf. XII sind die Anfangsstadien noch sehr viel kleiner gezeichnet, dies aber wohl schematisirt und nicht nach der Beobachtung, da der Autor angiebt, dass die erwähnten Fig. 7 A und 7 B die frühesten Stadien sind, in denen er die Spindel gesehen habe. Immerhin ist es möglich, dass die Spindel in den Gewebszellen von Salamandra in der That stets Anfangs so klein ist, wie sie diese Taf. XII Rabl's darstellte, und es kann dies auch bei anderen Objecten so sein; denn auch bei Eizellen, wo sie in der Sternform so sehr viel länger ist, wurde sie in ihren ersten Anfängen noch nirgends sicher verfolgt[57]).

Ueberblicken wir das Beschriebene, so ist es wohl ausser Zweifel, dass die Spindel, die in den Stadien von Fig. 15 an als deutlich gefasertes Gebilde vorliegt, wenn nicht ganz, so doch zum grössten Theil entstanden ist aus den blassen Faserwerken, die man in Fig. 3 bis 10 im Inneren der chromatischen Figur erkennt.

Gehört nun die Substanz dieser blassen Faserwerke dem Kern an, oder ist sie, entsprechend Strasburger's Meinung, eingedrungene Zellsubstanz? An den Objecten, auf die Strasburger diese Meinung gründete, hat er in diesen Stadien die Kernmembran nicht mehr in Deutlichkeit erhalten gesehen. Bei meinen Objecten aber, den früheren wie den jetzigen, ist sie noch vollständig vorhanden, scharfcontourirt und an manchen Kernen durch Reagentienwirkung leicht eingefaltet, wodurch sie sich noch deutlicher als körperliche Schicht kundgiebt. Dies findet man nicht etwa nur in einzelnen glücklichen Fällen, sondern in allen solchen Knäueln, welche die Anordnung von Fig. 3 bis 7 haben, und ein dichtes, an Gentianapräparaten gelbgefärbtes Faserwerk zwischen den chromatischen Fäden führen[58]).

---

57) Dies soll nicht in Widerspruch mit van Beneden's genauer Beschreibung der Spindelbildung bei Ascaris treten: schon vor den Stadien, in welchen er sie hier zuerst gesehen hat, kann sie vorhanden und nur an dem Object nicht erkennbar sein. Es ist doch das Wahrscheinlichste, dass ihre erste Bildung überall in das Ende der Knäuelphase fallen wird, da es bei Amphibien und Pflanzen sicher so ist.

58) Das Gleiche habe ich bereits in 8, S. 220—231, auch für Epithelzellen der Haut beschrieben und gezeichnet; an den Spermatocyten ist es aber sehr viel deutlicher. Ich betone die vollkommene Sicherheit

Ein allseitiges Eindringen von weicher aber geformter Zellsubstanz (Cytoplasma Strasburger's) in den Kern, wie es dieser Forscher annahm, lässt sich für mein Object also jedenfalls ausschliessen; dies ist um so bemerkenswerther, als die Befunde Strasburger's, auf welche seine Annahme sich gerade besonders stützt, gleichfalls Spermatocyten (Sporenmutterzellen) sind.

Es bliebe allenfalls möglich, dass an einer beschränkten Stelle — vielleicht etwa am Polfelde — auch bei Salamandra die Kernmembran in diesen Stadien schon undicht geworden wäre und hier Zellsubstanz einpassiren liesse, welche die blassen Faserwerke lieferte. Diese Annahme wäre der einzige Ausweg, um Strasburger's Anschauung mit den Verhältnissen bei meinen Objecten zu vereinigen, und darum lasse ich sie nicht unerwähnt. Eine Feststellung darüber dürfte aber sehr schwer sein; denn eine kleine Lücke in der Kernmembran eines Knäuels, wie Fig. 3—7 hier, würde wegen der runden Form der Figur und wegen der störenden chromatischen Fäden kaum zu erkennen sein.

Will man die eben erwähnte Annahme nicht machen, dann bleiben über die Herkunft des intranuclearen Faserwerks in den Knäueln, und damit also über die Herkunft der Hauptmasse der Spindel, nur zwei Deutungen übrig.

In den frühesten Anfangsformen der Knäuel lässt sich von diesem Faserwerk noch nichts sehen, die Räume zwischen den chromatischen Strängen erscheinen dort wie leer, ohne Structur [59]).

---

dieses Befundes noch besonders, weil Rabl, der die Knäuelformen seit dem so eingehend studirt hat, von jenen blassen Strängen in ihnen nichts erwähnt oder gezeichnet hat. Er muss gerade auf diesen Punkt nicht geachtet haben. — Natürlich muss man, um die Stränge gut zu sehen, nicht im Farbenbild, sondern am Besten mit einer mittleren Blende untersuchen und thut gut, nicht mit Canadabalsam, sondern mit dem schwächer brechenden Damarlack zu montiren.

59) Wenn es dennoch natürliche Structuren darin geben sollte — wie es den Ansichten Carnoy's und Anderer über den Kernsaft entspräche — und wenn aus diesen die Spindel sich bilden sollte, so müssten die betreffenden Structuren bei Salamandra im Anfang der Knäuelform eben unsichtbar sein, und in den späteren Knäuelformen erst sichtbar werden. Dass dies möglich ist, lässt sich nicht leugnen; es bleibt aber einstweilen eine reine Hypothese, und ich habe damit nicht zu rechnen. Zur Sache möchte ich noch darauf hinweisen, dass sehr wohl in den Kernen mancher Zellenarten reichliche achromatische Structuren neben den chromatinhaltigen vorhanden

Entweder, die Faserung ist entstanden aus achromatischer Substanz, welche sich von den chromatinhaltigen Fäden nach und nach abgesondert hat: diese Annahme habe ich früher (8 § 220 ff.) als die nächstliegende angesehen. Denn dass die chromatischen Fäden sowohl in den Knäueln, als im ruhenden Kern nicht bloss aus Chromatin bestehen, sondern dieses in einem achromatischen Substrat enthalten, kann ich nach meinen früheren Arbeiten und denen Anderer wohl als bekannt voraussetzen. Und in den späteren Phasen der Mitose bis zum Anfang des Dispirems sind die Fäden der chromatischen Figur an Tinctionspräparaten unverkennbar etwas schärfer und tiefer gefärbt, als in den anfänglichsten Knäuelformen; auch sieht es aus[60]), als ob die chromatischen Figuren der Meta- und Anaphasen im Ganzen genommen etwas weniger Masse haben, als die der Prophasen. Dies würde zu der Anschauung stimmen, dass ein Theil (achromatischer) Substanz aus den Fäden des Knäuels zur Bildung der Spindel ausgeschieden würde. Ein anderer Theil, wenn auch ein geringer, müsste wohl zurückbleiben, denn die chromatischen Fäden haben auch in den Meta- und Anaphasen eine achromatische Grundlage.

Aber ich muss vollkommen anerkennen, dass dies nicht die einzig-mögliche Auffassung ist. Die Dinge, die wir nach Reagentienbehandlung geformt vor uns sehen, brauchen nicht das einzig Vorhandene zu sein.

Die Kernmembran ist in der Phase Fig. 7—8 sicher noch da, und geformte Theile können dann also nicht von allen Seiten in den Kern eindringen. Aber es könnte Substanz in gelöster Form aufgenommen und im Kern in geformte umgeprägt werden; und es könnten aus dieser die Spindelfäden entstehen oder mitentstehen. Das wäre durchaus keine so fernliegende Hypothese; denn derartige Umformungen von ungeformter Substanz in geformte kommen bekanntlich in der lebendigen Zelle fortwährend vor. — Derselbe

---

sein können (entsprechend den „Structuren des Kernsaftes"), während bei andern die ganze geformte Kernsubstanz von Chromatin durchsetzt ist. Ich würde das aber nicht „Structuren des Kernsaftes", sondern chromatinlose Portionen der Kernstructur nennen. Weiteres darüber an anderem Orte.

60) Allerdings kann ich nicht mehr sagen, als dass ich nach sehr ausgedehnter Untersuchung der Mitose diesen Eindruck habe. Eine genauere Volumbestimmung so complicirter Figuren ist einstweilen unmöglich, ich urtheile nur nach der Schätzung.

Gedanke kommt auch für Das in Betracht, was im Kern an den Fäden selbst und dem Kernsaft vorgeht. Es braucht sich nicht nothwendig nur um geformte Substanzen zu handeln, welche aus ihnen ausgeschieden und später in sie zurückgenommen würden. Es ist ganz denkbar, dass während der Mitose, auf Grund von Diffusion und chemischer Umsetzung, aus den Strängen zeitweilig gelöste Substanzen in den Kernsaft abgegeben werden, in diesem als geformte Structuren auftauchen, dann wieder gelöst und in die Stränge einbezogen werden; es ist ferner denkbar, dass auch unabhängig von aus den Strängen kommenden Stoffen, im Kernsaft selbst geformte Fäden gebildet und wieder in Lösung gebracht werden können. — Ich bitte nicht anzunehmen, dass ich mit diesen Betrachtungen eine neue Hypothese machen, noch auch, dass ich sie hier überhaupt als meine Ansicht aufstellen wollte. Ich wollte nur nicht versäumen, daran zu erinnern, dass sie einstweilen nicht weniger Berechtigung haben als die Ansicht, dass alles, was wir hier geformt sehen, auch unabänderlich geformt sein und bleiben müsste. —

E. van Beneden ist nach seinen Beobachtungen am Ascaris-Ei zu der Annahme gelangt, dass die Spindel eigentlich keine solche sei, sondern aus zwei Kegeln von Fasern bestehe, die in der Aequatorialgegend nicht miteinander zusammenhingen; die äquatorialen Enden der Spindelfasern sind nach seiner Meinung mit den chromatischen Schleifen in Contact und ziehen dieselben gegen die Pole; „es könne“, wie er meint, „nicht die Rede sein von einem Entlanggleiten (cheminement) der chromatischen Elemente an den achromatischen Fasern, wie es Flemming und Strasburger annehmen“[61]. van Beneden würde dies vielleicht nicht ausgesprochen haben, wenn er Objecte von Wirbelthieren und Pflanzen in dieser Hinsicht näher berücksichtigt hätte und wenn er vollends dasjenige gekannt hätte, das ich hier beschreibe. Man blicke auf Figuren, wie die meiner Reihe Fig. 17—20, welche ziemlich frühen Anfangsstadien der Spindel entsprechen. Sie erscheint hier als ein vollkommen continuirliches Gebilde, an dem im Aequator keine Unterbrechung, nicht einmal irgend eine Differenzirung sich erkennen lässt. Allerdings ist ihre Faserung so fein und so dicht, dass es mir nicht möglich ist, eine Einzelfaser ganz sicher von Pol

61) 2, p. 385—386.

zu Pol zu verfolgen, und ich behaupte also nicht, dass die Fasern auf dieser ganzen Strecke continuell sind; aber auch das Gegentheil ist nicht zu behaupten, da sich Unterbrechungen nicht sehen lassen. — Ferner geht aus Bildern, wie Fig. 18, 19 und 20 hervor, dass meine und Strasburger's Annahme eines Anhängens und Entlanggleitens der chromatischen Elemente an den Spindelfasern ganz wohl gerechtfertigt ist; und dass van Beneden's Ansicht, die Spindelfasern hefteten sich mit freien Enden an die chromatischen Fäden und zögen sie gegen die Pole, sich bei diesem Object nicht durchführen lässt. Denn es werden hier ja in den Stadien der Fig. 15 bis 21 die chromatischen Fädenpakete ganz ungleichmässig auf der Spindel herumgeschoben, theilweise bis zu den Polen und selbst darüber hinaus, um doch später in der regelmässigen Lage der Fig. 22 anzulangen; und während jenes Herausschiebens liegen grosse Theile der Spindeloberfläche zeitweilig ganz unbedeckt da, und zeigen an diesen nackten Stellen doch überall eine feine gleichmässige Längsstreifung (siehe Fig. 17—19).

Auch in den späteren Tonnenstadien kann ich vielfach, wo die chromatischen Reifen freie Zwischenräume bieten, in diesen achromatische Fasern erkennen (Fig. 22, 23, 25), die sich hie und da auch durch den Aequator verfolgen lassen. Auch hier ist wegen ihrer Zartheit schwer zu sagen, ob sie nicht irgendwo unterbrochen sein mögen. Aber wenn dies auch in der Aequatorialgegend der Fall wäre, so würden doch auch dann diese Figuren nicht zu van Beneden's Ansicht stimmen; denn nach dieser sollte man achromatische Fäden überhaupt nur zwischen den Polen und den polaren Enden der chromatischen Tonnenfasern ausgespannt finden, nicht aber auch zwischen den letzteren im Inneren der Tonne.

Ich sehe also keinen Grund, weshalb man die Anschauung eines Entlanggleitens der chromatischen Fäden an den achromatischen bei Seite weisen sollte[62].

Andererseits muss ich van Beneden vollkommen zugeben, dass seine Befunde bei Ascaris für eine rein-nucleare Entstehung der Spindel nicht sprechen, sondern eher für das, was er annimmt: dass die Pole und die Endtheile der Spindel ausserhalb des Kerns

62) Einer der neuesten Autoren über den Gegenstand, Platner (24), nimmt diese Anschauung sogar zu einer wesentlichen Grundlage für die ganze Mechanik der Kerntheilung.

in der Zellensubstanz angelegt werden. Ihre Anlagesubstanz sind die „Sphères attractives" van Beneden's, welche, wie mir scheint, mit den von Fol und mir an Echinodermeneiern beschriebenen, hellen blassen Partien um die Pole identisch sein dürften[63]); ebenso liegt es nahe, sie mit den „Polkegeln" zu vergleichen, welche Platner (24) von Spermatocyten der Insecten als Anlage der Spindelenden und ebenfalls als extranucleare Bildungen deutet; denn sie treten nach seinem Befund zu einer Zeit auf, in der der Kern noch seine Membran hat (so viel mir die Abbildungen zu zeigen scheinen, etwa während des Knäuelstadiums).

Es lässt sich allerdings in diesen und anderen Beobachtungen noch kein absoluter Beweis dagegen finden, dass nicht auch die Spindelenden und Pole ursprünglich aus dem Kern hervorgehen könnten. Die Sphères attractives am Ascaris-Ei erscheinen nach van Beneden erst deutlich in der Sternphase der Mitose; zu dieser Zeit ist in v. B.'s Fig. 2 Taf. 19ter allerdings noch der Kernumfang zart abgesetzt angegeben, ich finde aber keine bestimmte Angabe darüber, ob dieser Contour noch eine wirkliche deutliche Kernmembran sein soll. Die Polkegel Platner's sind zwar noch früher da. Aber wenn nun Jemand behaupten wollte: Die Kernmembran höre an einer beschränkten Stelle, dem Rabl'schen Polfeld entsprechend, schon in der Knäuelform auf zu bestehen, es dränge sich hier geformte Kernsubstanz hervor und bilde die Polkegel: so wüsste ich zunächst nicht, womit das widerlegt werden sollte. Bei einem kuglig geformten Kern wird man ja auch dort, wo eine kleine Lücke in seiner Wand ist, den Profilcontour der Membran darüber hingehen sehen und also eine solche Lücke schwer constatiren können.

Soweit scheint mir die Möglichkeit einer rein nuclearen Entstehung der ganzen Spindel immer noch nicht ausgeschlossen. Was aber mich betrifft, so bin ich durchaus kein so stricter Vertreter ihres nuclearen Ursprungs gewesen, wie es van Beneden (p. 384 a. a. O.) angenommen hat; ich kann dafür auf S. 229—30 meines Buches verweisen. Es scheint mir weder nöthig noch nützlich, die Alternative aufzustellen, dass die Spindel entweder nur aus dem Kern, oder nur aus der Zellsubstanz entstehen könne. Wir wissen einstweilen so gut wie gar nichts über die Bedeutung

63) Vergl. 7, S. 31, Fig. 3, 4.

der Spindel und über die Kräfte, welche sie entstehen lassen; wir sehen bis jetzt objectiv nur, dass diese Kräfte dahin wirken, ein längsgefasertes Gebilde von Pol zu Pol da auftreten zu lassen, wo vorher kein solches zu finden war. Ob die Substanz, aus welcher diese Fasern gestreckt oder geprägt werden, vorher dem Raum des Zellkerns oder des Zellkörpers angehört hat, das mag vielleicht gar keine so fundamentale Bedeutung haben, wie es manche Untersucher zu glauben scheinen.

So viel lässt sich übrigens sicher sagen, dass die Substanz dieser Fasern nach der Kerntheilung zum grossen Theil der Zellsubstanz, nicht den Tochterkernen einverleibt wird. Strasburger (s. oben) hat schon früher darauf hingewiesen, dass dies bei vielen Pflanzenzellen mit den Spindelfäden der Fall sein muss, zum Mindesten mit ihrem grössesten Theil, und hat das auch für eine Entstehung der Spindel aus dem Zellplasma verwerthet. Letzterer Schluss würde freilich nicht zwingend sein, weil Strasburger annahm, dass bei seinen Objecten ein grosser Theil der Spindelfasern erst während der Dyasterphase aus dem Zellplasma hinzugebildet wird: somit könnten zwar diese nachher in das Zellplasma wieder eingehen, die vorher gebildeten aber doch vielleicht dem Kern angehören und in die Tochterkerne bezogen werden. Für die Spermatocyten von Salamandra aber habe ich oben gezeigt, dass eine solche Vermehrung der ursprünglichen Spindel aus dem Zellkörper hier nicht angenommen werden braucht; dass diese Spindel jedenfalls, vielleicht mit Ausnahme ihrer äussersten Spitzen, im Raumbereiche des Mutterkerns entsteht, und dass ihre Fasern nachher, nach der Zelltheilung, substantiell in die Zellkörper der Tochterzellen hineinbezogen werden (Fig. 31, 32, 33), nicht aber in die Tochterkerne, welche dann ja schon Membranen haben.

Es wäre gewiss nichts voreiliger und unmotivirter, als hieraus den Rückschluss zu ziehen: „dass die Spindelfasern dann doch wohl aus eingedrungener Zellsubstanz entstanden sein müssten, da sie nach der Kerntheilung in diese eingehen“. Warum kann denn nicht auch Substanz, welche dem Kern als achromatischer Bestandtheil seiner Structur angehört hat, bei der Theilung aus ihm ausgeschieden werden und in die Zellsubstanz als ein Bestandtheil ihrer Structur eingehen? Vielleicht kann dies grade ein Vorgang von besonderer Bedeutung sein, angesichts der Kenntnisse über die

Vererbung, die wir jetzt haben. Sie lehren, dass Vererbung an Uebertragung geformter Substanz von Zellkernen geknüpft ist. In den Zellkern werden dadurch bestimmte Prädispositionen übertragen; liegt es da nicht nahe zu denken, dass durch Abgabe von geformter Substanz aus dem Zellkern in den Zellkörper dem letzteren gleichfalls wiederum Prädispositionen übertragen werden können, dass also die Kerntheilung den Weg abgeben könnte, auf welchem die gesammte Zelle des Einflusses der Vererbung theilhaft gemacht wird?

Freilich handelt es sich hier um Uebernahme von achromatischer Substanz, während man in neuerer Zeit meistens von dem Gesichtspunkte ausgeht, dass das Chromatin bei den Vererbungsvorgängen der hauptsächliche Träger sei. Wir haben aber noch keine ausreichende Kenntniss, um Letzteres bestimmt hinzustellen; und was mich betrifft, so sehe ich überhaupt einstweilen gar keinen Grund, weswegen man grade dem Chromatin wichtigere und wesentlichere Functionen zuschreiben sollte als anderen Substanzen des Zellkerns, so lange man doch von der Biochemie des letzteren noch so gut wie gar nichts weiss[64]. Aber auch wenn ich einmal den Fall setze, dass in der That die Vererbung an das Chromatin gebunden sein soll, so lässt sich doch sehr wohl denken, dass dieses letztere innerhalb des Kerns auf die achromatischen Structuren, in denen es gelagert wird, verändernde und umprägende Einflüsse (um es bildlich auszudrücken: fermentirende Wirkungen) ausüben kann; so dass, wenn diese achromatischen Structuren dann in die Zellensubstanz übergehen, dadurch auch in der Letzteren wiederum Veränderungen veranlasst werden können.

Was nach der Kerntheilung aus den Polarkörperchen und den polaren Enden der Spindelfasern wird, kann heute wohl Niemand bestimmt sagen; nach den Erscheinungen (s. oben S. 421—425) bleibt es ebenso wohl möglich, dass beide oder dass we-

64) Ich wollte die Gelegenheit wahrnehmen um dies auszusprechen, da mir zu meiner Verwunderung verschiedentlich die Ansicht zugeschrieben worden ist, als hielte ich die färbbare Substanz des Zellkerns für dessen Spiritus rector, und in specie für das mechanisch wirksame Agens bei der Mitose. Ich habe, so viel ich weiss, niemals etwas geäussert, was dahin verstanden werden kann.

nigstens die Spindelenden in die Tochterkerne aufgenommen werden, als dass sie sich daneben in die Zellsubstanz vertheilen. Was hier vorgeht, ist in den Dellen der Tochterknäuel zu sehr verborgen. Bei Fritillaria finde ich um das Ende der letzteren Phase besonders deutlich und stark die Mitte der Delle vertieft, in Form einer halbkugligen Bucht, die sich weit in den Tochterkern hinein erstreckt (Fig. 53)[65]. Es liesse sich daran denken, dass diese tiefe Polarbucht die Stelle bezeichnete, wo das Spindelende und vielleicht auch der Polarkörper in den Kern aufgenommen worden wäre. Aber ich muss dies zweifelhaft lassen, denn da die äquatorialen Theile der Spindelfasern nicht in den Kern eingehen, so ist es bedenklich, ohne sicheren Beweis anzunehmen, dass die polaren es thun.

Daran wird aber nicht mehr zu zweifeln sein, dass, worauf besonders Rabl aufmerksam gemacht hat, die dellenförmige Höhlung an der Polarseite des Tochterkerns irgend etwas mit der Anlage des Polfeldes zu thun hat, welches im ruhenden Kern persistirt; mag es nun sein, dass hier der Pol selbst und das Spindelende materiell in den Kern hineingerückt ist; oder dass, wenn sie draussen bleiben, durch Kraftwirkungen von ihnen aus der anliegende Umfangstheil des Kerns zur Polstelle prädestinirt wird.

Die eben zusammengereihten Betrachtungen über Bildung und Schicksal der Kernspindel sind, wie ein aufmerksamer Beurtheiler finden wird, keine Speculationen, sondern ein Versuch, den noch unverständlichen Vorgang von verschiedenen Seiten zu beleuchten und abzuwägen, in wie weit man schon zu Deutungen berechtigt ist oder nicht. Das Resultat scheint mir leider noch immer zu sein, dass eine neue sichere Beobachtung uns in diesen Deutungen wird weiter bringen können als alle Theoreme, die sich bis jetzt construiren lassen[66].

---

65) Auch in Endformen wie Fig. 54; hier ist die Bucht nicht mitgezeichnet. Sie wird, auch in Formen wie 53, natürlich durch die umgebende chromatische Masse verdeckt; in 53 ist ihr Contour bei mittlerer Einstellung gegeben.

66) Das Gesagte bezieht sich zunächst, wie die vorstehenden Seiten zeigen, lediglich auf die Bildung und das Verhalten der achromatischen Kernspindel. Ueber ihre Bedeutung für die gesammte Mechanik der Kern- und Zelltheilung und über diese Mechanik selbst wollte ich an dieser Stelle überhaupt noch keine theoretischen Betrachtungen anstellen, so wenig ich den Werth solcher

6.

Die homöotypische Form.

Ueber ihr Vorkommen und ihre Vertheilung sei auf S. 400 u. f. oben verwiesen.

---

verkenne. In den zwei letzten der citirten Arbeiten (24 und 25) sind gedankenreiche Versuche zu Theorien in dieser Richtung gemacht worden, die gewiss volles Interesse zu beanspruchen haben; aber beide — ganz unabhängig von einander — kommen zu ganz verschiedenen Auffassungen. Platner will, in Anklang an eine frühere Hypothese Strasburger's, die Bewegung der chromatischen Elemente durch eine Plasmaströmung erklären, welche in oder an den Spindelfasern verläuft; Berthold sucht die Ursachen für die Kerntheilungserscheinungen in bipolaren Symmetrieverhältnissen, welche in der ganzen Grundmasse der Zelle herrschen, indem er diese Grundmasse, „den Plasmakörper", als eine „Emulsion von mehr oder weniger flüssiger Consistenz" auffasst (S. 65 u. a. l. cit.); und hält, grade im Gegensatz zu Platner „die Ansicht für wenig wahrscheinlich, dass (nach Strasburger) die Spindelfasern Bedeutung für die von den Kernfäden einzuschlagenden Bewegungsrichtungen haben sollten" (S. 202 l. cit.). Ich bin seiner Zeit dieser Ansicht Strasburger's nicht entgegengetreten, da ich in der That keinen Beweis gegen dieselbe sehe, habe aber auch darauf hingewiesen (8, S. 362—363), dass sie die Erscheinungen nur sehr partiell erklären kann; und dasselbe scheint mir auch bei der viel weiter ausgeführten Hypothese Platner's, so viel Ansprechendes sie auch besitzt, in vielen Punkten der Fall zu bleiben, die ich weiter prüfen möchte, ehe ich mir ein Urtheil erlaube. Vorläufig möchte ich jedoch schon auf Eines aufmerksam machen. Die achromatische Substanz kann sehr wohl ein actives Element, und selbst das hauptsächliche solche bei der Kerntheilung sein, wie es Strasburger nnd Platner (S. 391) annehmen; ich habe diese Möglichkeit durchaus nicht bestritten (8, S. 363), und das, was hier oben über die Metakinese und ihre Vorstadien (Fig. 15—22) beschrieben und auf S. 408 u. 433 davon gesagt ist, spricht ja gewiss mehr für, als gegen die Ansicht, dass in irgend einer Art von der Spindel die Bewegungen der chromatischen Fäden geleitet werden. Aber damit scheint mir das Mitspielen anziehender oder abstossender Kräfte, gegen welches Platner sich ausspricht, keineswegs ausgeschlossen zu sein, nur freilich, dass dieselben nicht so einfach sein und wirken müssen, wie es Platner (S. 395 l. c.) voraussetzt. Wie will man es denn zum Beispiel erklären, dass eine chromatische Schleife mit verschmolzenen Enden, wie man sie in meiner Fig. 16, 18 oder 21 hier frei für sich herausgelagert sieht, nachher in der Tonnenform (Fig. 22) unweigerlich wieder so zurechtgelegt wird, dass die verschmolzenen Enden in den Aequator, die Halbirungsstellen zwischen den früheren Segmentenden gegen die Pole zu stehen kommen? Ich sehe dafür zunächst kein besseres Verständniss, als in der Annahme, dass

Die erste Phase, das Spirem, ist bei dieser Form durchaus ähnlich beschaffen wie bei der heterotypischen: dieselben lockeren sperrigen Knäuel, mit dichter Lage der Fäden auf der einen Seite, und lockerer auf der anderen, und mit nachweisbarem Polfelde. Nur sind die Segmente kürzer.

Auch die Längsspaltung dieser Knäuel verläuft in ganz ähnlicher Weise wie dort (vergl. S. 404 ff.). Man muss bei der homöotypischen Form nur meistens viel Aufmerksamkeit und das beste Licht verwenden, um die Spaltung zu sehen, da, wie erwähnt, diese Form vorwiegend bei den kleinzelligen Generationen, nur sehr ausnahmsweise bei der grosszelligen vorkommt. Wo letzteres der Fall, ist die Spaltung auch leicht zu sehen (vergl. die Figuren).

Weiter aber ergiebt sich der Unterschied, dass an den Segmenten nicht auf längere Dauer die Enden der Spaltfäden verschmelzen und zusammenhängende Schlingen entstehen (wie in Fig. 9 ff.), sondern dass die Spaltfäden rasch völlig getrennt werden. Ferner sind die Segmente kurz, im Vergleich sowohl mit dem heterotypischen Modus, als mit der Mitose anderer Gewebszellen.

---

die betreffenden Stellen der chromatischen Fäden selbst eine andere physikalische Beschaffenheit haben als der übrige Faden, und deshalb gegen richtende Kräfte, seien es nun anziehende oder abstossende, in anderer Weise reagiren als er. Man findet schon in meinem Buch (S. 364 ff.) einschlägige Bemerkungen. — Platner ist wohl auf diese und manche andere Bedenken gegen seine Anschauung aus dem Grunde nicht aufmerksam geworden, weil bei seinen Objecten die chromatischen Fäden sehr kurz (fast wie in meiner Fig. 45 hier) und dabei sehr klein sind; deshalb eignen diese Objecte sich aber auch sehr wenig zum Studium der chromatischen Figur und Manches, was Platner über dieselbe sagt, dürfte wohl eine andere Auffassung vertragen. Ich denke dabei zum Beispiel an die Formen (unregelmässige Kügelchen), die Platner den chromatischen Elementen an seinem Object zuschreibt; nirgends halte ich derartige Formen bei normaler Mitose für sicher, und auch bei abnormer (wie in meinen Figuren 46—50) kann Niemand wissen, ob die Kügelchenformen nicht erst durch die Reagentienwirkung künstlich aus Stäbchenformen entstanden sind. — Ferner möchte ich nicht glauben, dass von einem „lebhaften Herumwirbeln“ der chromatischen Elemente Platner, S. 354) mit Grund gesprochen werden kann. Die Untersuchungen, bei denen bisher die lebendige Mitose genauer verfolgt worden ist (besonders Peremeschko's, Schleicher's und die meinigen) ergaben durchweg sehr langsame Bewegungen. Ob dies an anderen Zellenarten vielleicht anders ist, müsste erst durch Untersuchung intra vitam gezeigt werden.

Aus dem Knäuel geht darauf eine centrisch zusammengedrängte Form hervor (Fig. 36), in der die Schleifen eng aneinander liegen und die sehr rasch in die Metakinese übergeht. Diese (Fig. 37, Schema Taf. XXVI C 3) hat so enge Fädenlage, dass eine genauere Abgrenzung der Einzelfäden meistens kaum möglich ist; dass hier aber wirklich die Metakinese vorliegt, ist aus dem deutlichen, vielfach noch bestehenden Parallelismus der Spaltfäden nach Vergleich mit dem Bekannten wohl ausser Zweifel (Fig. 37).

Jetzt folgt das Stadium, welches im Vergleich mit der gewöhnlichen Mitose den abweichendsten Punkt bildet. Die Schwesterfäden (secundären Fäden) haben sich getrennt, es sind aus den 12 primären Segmenten 24 geworden; statt dass aber davon je eine Hälfte sich gleich gegen je einen Pol verschiebt und zur Tochterfigur ordnet, verbleiben die 24 vollständig getrennten Segmente längere Zeit in der Aequatorialgegend und halten sich hier längere Zeit in einer im Ganzen radiären Form (Fig. 38, 39, 40; Schema Taf. XXVI C 4). Sie rücken dabei theilweise stark vom Aequator ab, so dass (Fig. 39, 40) der Mitteltheil der Zelle weit von versprengten Segmenten durchsetzt ist; grade bei solchen Figuren ist das Zählen sehr leicht. Es wird sich hier, wie ich denke, wohl stets so verhalten, dass trotz der scheinbar irregulären Vertheilung doch immer je 12 Schleifen auf einer Aequatorialseite liegen und verbleiben; sonst wäre die vorhergangene Metakinese ohne Sinn. Es ist aber so gut wie unmöglich, genau abzuzählen, ob die Aequatorialebene sicher jederseits 12 Schleifen abschneidet, denn selbstverständlich kann schon ein Minimum von Schieflage des Aequators diese Entscheidung unsicher machen.

Die Abweichung von den Metaphasen der gewöhnlichen Mitose besteht also hier, kurz ausgedrückt, darin, dass die Metakinese hier schon in den Anfang der monocentrischen Form fällt, während sie bei jener das Ende derselben bildet; und dass die Längshälften der gespaltenen Fäden sich nicht gleich bei ihrer Trennung in je eine Tochterfigur hinüberschlagen und zu dieser ordnen, wie es bei dem gewöhnlichen Typus stattfindet, sondern sich vorher noch eine Zeit lang, völlig separirt, am Mitteltheil der Spindel halten.

Da nun die letztere Gruppirung noch durchaus einen monocentrisch radiären Eindruck machen kann, besonders wenn sie vom Pol gesehen wird (vergl. Fig. 41, welche schon ein etwas späteres Stadium ist), so sind mir solche Figuren dadurch früher sehr

räthselhaft gewesen: denn ich hielt sie anfangs, wie das nahe genug lag, für Aster-Formen, die vor der Metakinese lägen, und konnte danach nicht verstehen, dass doch deutlich ihre Schleifenzahl doppelt so gross war, als die in den zugehörigen nachfolgenden Dyasteren (s. unten). Nach den Verhältnissen bei der gewöhnlichen Mitose wäre dies unmöglich. Erst als ich fand, dass die Längsspaltung und Längstrennung bereits viel früher (in den Knäueln) begonnen hat und dass in Figuren, wie Fig. 38—40, die secundären Fäden sich bereits ganz von einander entfernt haben, klärte sich die Sache vollständig auf.

Die folgenden Anaphasen (Fig. 41—44) bieten nichts Besonderes, sie sind ganz denen der heterotypischen Mitose ähnlich, nur mit der Ausnahme, dass die zweite Längsspaltung hier fehlt. Man kann besonders bei polar betrachteten Figuren oft genau abzählen (Fig. 43 a, 44), und auch sonst hinreichend abschätzen, dass nicht mehr als 12 Schleifen in jedem Tochterkern sind. — Das Dispirem ist dem der heterotypischen Form so gleich, dass ich es nicht gezeichnet habe.

Da aber die Hauptabweichung der letzteren Form — die seltsame tonnenförmige Gestaltung der Metakinese — bei dem eben beschriebenen Typus fehlt, so bleibt er der gewöhnlichen Mitose doch so ähnlich, dass ich glaube mit Grund den Namen „homöotypisch“ für ihn gewählt zu haben.

7.

Zahl der chromatischen Segmente.

Diesen Gegenstand möchte ich hier noch einmal im Zusammenhang besprechen. Bei den meisten anderen (vielleicht allen anderen) Gewebszellen von Salamandra beträgt die Zahl der primären Segmente, wie ich fand (**6**, 8) und wie Rabl vielfältig bestätigt hat (**18**), 24, die Summe der secundären also 48, die Zahl für jeden Tochterkern also wieder 24[67]).

---

67) Es liegt wohl ein Missverständniss zu Grunde, wenn Platner annimmt „Rabl sei auf die Constanz der Schleifenzahl beim Salamander zuerst aufmerksam geworden“. Die ersten Zählungen habe ich 1879 gemacht (**6**, S. 51—52), 1882 weiteres darüber mitgetheilt (8, S. 210) und die Möglichkeit vertreten, dass für die meisten Gewebe von Salamandra, zum mindesten für Epithel und Bindegewebe, die Zahl der (primären) Segmente stets 24 beträgt.

Bei den Spermatocyten des Salamanders betragen diese Zahlen nur je die Hälfte. Im Spirem (Fig. 3—8) sind die Segmente freilich nicht zu zählen, auch in den folgenden Radiärformen (Fig. 9—17) nicht; aber in der tonnenförmigen Metakinese (Fig. 22—24) lässt sich an vielen Figuren sicher, besonders bei polarer Ansicht (24) controliren, dass jede polare Hälfte der Figur aus 12 Schleifen besteht, die im Aequator mit denen der anderen Hälfte zusammenhängen oder in Trennung von ihnen begriffen sind. Da nun jede dieser Schleifen durch Längstrennung aus einem primären Segment als dessen Hälfte entstanden ist, so waren also 12 primäre (noch ungespaltene) Segmente in der Knäuelform vorhanden, und es sind zunächst wieder 12 in jedem Tochterkern. In den letzteren kann man sie in manchen Fällen sehr gut zählen, wovon ich in Fig. 28 ein Beispiel gezeichnet habe. Besonders leicht gelingt das Zählen bei der homöotypischen Form der Mitose, wo die Figuren eine so sehr lockere und sperrige Anordnung haben; hier kann man auch schon in den späteren Metaphasen (Fig. 38—41) sehr leicht die 24 Schleifen herauszählen, was oben in der Beschreibung dieser Figuren schon Erwähnung fand. Nur in der Sternform und der eigentlichen Metakinese (Fig. 36, 37) ist bei der homöotypischen Form die Figur allzu dicht gebaut, um die Fäden einzeln abzugrenzen.

Bei der heterotypischen Form nun werden nachher, in den Tochtersternen, die 12 Fäden durch die zweite Längsspaltung abermals in der Zahl verdoppelt (Fig. 26—28), so dass diese nun ebenso viel beträgt wie bei den sonstigen Zellenarten. Ich glaubte hiernach anfangs, dass darin eine allgemeine tiefere Bedeutung der zweiten Längspaltung zu suchen sein könnte; erkannte dies aber sofort als illusorisch, als ich fand, dass bei der homöotypischen Form die zweite Längsspaltung ausbleibt (s. oben).

Rabl hat ein Jahr nach meiner letzterwähnten Mittheilung die Zählungen vervollständigt, übrigens unter ausführlicher Citirung meiner Angaben, und jene Zahl bestätigt. — Freilich habe ich aber auch schon a. a. O. erörtert, dass ein ganz durchgehendes — d. h. für alle Zellenarten gültiges — Zahlengesetz in dieser Hinsicht nicht existiren kann, indem ich unter Anderem schon auf die geringere Schleifenzahl der Spermatocyten hinwies; dies hat sich ja durch die Entdeckungen ganz abweichender Zahlverhältnisse bei anderen Objecten (z. B. Ascaris, Arion) bestätigt.

Hierdurch wird zwar gewiss an dem Satz nichts geändert, dass für jede Zellenart in Bezug auf die Menge der Kernschleifen ein bestimmtes Zahlengesetz existirt, was ich schon aus meinen früheren Befunden vermuthungsweise gefolgert hatte und wofür Rabl bestimmt eingetreten ist. Aber dies Gesetz bedingt nicht, dass auch nur bei einer und derselben Zellenart stets die Zahl der endgültig gebildeten Segmente gleich sein muss; sie kann z. B. 12 oder 24 betragen, und dabei die normale Reconstitution der Tochterkerne doch in beiden Fällen gleich erfolgen. Denn es ist bei der Massenhaftigkeit der homöotypischen Theilungsform gar nicht daran zu zweifeln, dass sie, ebenso wie die heterotypische, ein ganz normaler Regenerationsvorgang ist.

Nach den Angaben und Figuren anderer Forscher auf botanischem Gebiet, sowie nach denen Carnoy's über Arthropoden, scheint es annehmbar, dass bei den männlichen Keimzellen überhaupt Neigung zur Reduction der Segmentzahl herrscht. Für die weiblichen Keimzellen würde das Ascarisei, mit seinen 4 Schleifen, ein eclatantes Beispiel gleicher Art darstellen; er darf aber gewiss nicht verallgemeinert werden, denn bei den Eiern anderer Thiere (z. B. Echinodermen, 7) ist die Zahl wiederum sehr beträchtlich.

8.

Anomale Abweichungen der Mitose bei den Spermatocyten, und Entartungsformen von Kernen.

1. Mitosen mit auffallend kurzen Segmenten (Fig. 45).

Solche kann man eigentlich noch nicht als anomal betrachten, denn es ist völlig möglich, dass sie normale Zelltheilungen im Gefolge haben. Sie sind aber doch insofern Varianten, als sie ganz einzeln, oder zu sehr wenigen, in Cysten vorkommen, welche sonst entweder lauter Zellen mit ruhenden Kernen, oder mit Mitosen der homöotypischen Form, aber in anderen Phasen enthalten. In Cysten mit heterotypischen Theilungen habe ich diese Formen noch nie gefunden. Bisher traf ich sie nicht in grösserer Zahl als 3 in einer Cyste, und dann nahe bei einander.

Die Zellen, beziehungsweise die Kernfiguren dieser Art zeichnen sich stets durch ziemliche Grösse aus. Die Segmente sind, bei ihrer grossen Kürze, dafür desto dicker.

Das in Fig. 45 gezeichnete Stadium entspricht, wie man sieht, dem Schluss der Metakinese. Den folgenden Dyaster (durch die Grösse als zugehörig gekennzeichnet) habe ich einigemale gesehen, das Spirem (ebenso mit kurzen, dicken, längsgespaltenen Segmenten) einmal, den Aster noch nicht; es sind eben diese Figuren nicht häufig zu finden.

Die Kürze der Segmente begünstigt das Zählen: es sind in Fig. 45 und den übrigen, die ich gesehen habe, sehr deutlich 12 Segmente jederseits vom Aequator zu sehen (im oberen Theil der gezeichneten Figur liegen einige so gedeckt, dass ich sie nicht gut mitzeichnen konnte). Der Zusammenhang im Aequator ist vielfach in Gestalt je zweier verbindender Fädchen vorhanden, die eine helle Spalte zwischen sich lassen (siehe Figur). Ehe dieser Zusammenhang reisst, ist oft der andere, schon gelöste Schenkel der betreffenden Schleife nach polwärts umgeschlagen und dabei die Winkelstelle stark verdünnt, wie ausgezerrt (bei einem Schleifenpaar links in der Abbildung); ein ganz ähnliches Verhalten, wie bei der Tonnenform, Fig. 25 Taf. XXI.

Wie ich denke, muss man diese Figuren nach dem Plan der heterotypischen Mitose auffassen (obwohl ich sie, wie gesagt, nie in den gleichen Cysten mit dieser getroffen habe). Man denke sich in Fig. 22—25 nur die Segmente viel kürzer, und die Schleifen nach der äquatorialen Trennung der früher verklebten Enden noch in der Nähe des Aequators verweilend, so hat man Fig. 45. Ich nehme nach der einen gesehenen Knäuelform mit gespaltenen Fäden natürlich an, dass in den Figuren der letzteren Art die Längspaltung bereits im Knäuel erfolgt ist, und dass je eines der 24 Segmente in Fig. 45 eine frühere Längshälfte repräsentirt.

Viel sonderbarer ist die andere Variante, die ich in Fig. 46 bis 50 dargestellt habe: sie kann wohl in der That als eine Anomalie bezeichnet werden, obwohl ich noch nichts darüber weiss, ob aus den Folgestadien etwas Normales werden kann oder nicht. Es sind, wie man sieht, Mitosen mit so kurzen Segmenten, dass jeder Schleifenschenkel ebenso dick wie lang ist.

Bis jetzt habe ich sie erst in einem Hodenlappen (Juli) gefunden, und hier in 4 Cystendurchschnitten nahe der Nebenhodenseite; es ist sogar möglich, dass diese vielleicht alle derselben Cyste angehörten, leider waren die Schnitte nicht seriirt. Ich habe

in vielen Schnitten von anderen Hoden sorgfältig nach ähnlichen Bildern gesucht, bis jetzt aber vergebens.

Die Zellen in den bezüglichen Cysten sind sehr grossen Kalibers, noch etwas bedeutender als die grosse erste Generation der Spermatocyten. Die achromatischen Spindeln sind auffallend gross. Ein Theil der Figuren (47, 49, 50 d) stellt deutlich pluripolare Theilungen dar, also entschiedene Aberrationen der Kerntheilung[68]; andere sind sicher bipolar (Fig. 48); bei einigen solchen aber bemerkt man eine asymmetrische, einseitige Ausbauchung der Spindel, und Ansammlung eines Theils der Segmente nach dieser Stelle hin (Fig. 46, 50 c). Es scheint mir nahe zu liegen, dass man in diesen Bildern die Uebergangsreihe vor sich hat, in der sich die Abartung einer normal-bipolaren Spindel zu einer abnorm-tripolaren darstellt.

Die chromatischen Segmente sind zum kleinen Theil noch deutlich als zweischenklige Fädenschleifen gekennzeichnet: man vergleiche diejenigen in der Mitte von Fig. 47 und 49 mit dem Schleifenpaar links in Fig. 45, und man wird darüber sofort orientirt sein. Die meisten Segmente aber sind so abgeändert, dass jeder Schleifenschenkel auf die Form eines Kügelchens angeschwollen ist, dabei die je zwei Schenkel noch eben zusammenhängen, zugleich aber die je zwei Schwesterschleifen (aus der Längsspaltung) sich nicht von einander dislocirt haben, wie es sonst in der Metakinese geschieht: sondern sie beharren bei einander, und es finden sich also Gruppen von je vier Kügelchen, von denen je zwei aneinanderhängen. Diese liegen anscheinend ganz regellos über die ganze Spindel hingestreut, nur offenbar mit der Tendenz, sich nach den Polen anzuhäufen, wie dies in Fig. 48 und 50 d schon geschehen ist. Nur selten finden sich auch einzelne Paare von Kügelchen, die dann also einzelnen, dislocirten Secundärschleifen entsprechen.

Das sind offenbar ganz abnorme Vorgänge. Denn der Gedanke muss ganz ausgeschlossen werden, dass diese Figuren vielleicht aus normalen Mitosen durch Reagentienveränderung entstanden sein könnten. Sie finden sich in Präparaten, in denen sonst überall die Erhaltung der Figuren vorzüglich gut ist. Das bleibt allerdings möglich, dass die Kugelform der Schleifenhälften erst

---

68) Vergl. 8, S. 289, Fig. V, Taf. VIII.

durch eine leichte verquellende Reagentienwirkung entstanden sein kann, und ich möchte dies eigentlich deshalb glauben, weil hie und da in solchen Figuren (in der Mitte von Fig. 47 und 49) Segmente gefunden werden, welche nicht kuglig, sondern dicke, ausgezerrte Fäden von gleicher Art sind, wie sie in längerer Form auch bei normaler Mitose vorkommen (Fig. 25, vergl. Fig. 45). Es lässt sich ganz wohl denken, dass eine anomale, so zu sagen pathologische Kerntheilung verändernden Einflüssen leichter nachgiebt als eine normale.

In den bezüglichen Cystendurchschnitten sind keine Figuren zu finden, welche man als zugehörige Knäuel- und Asterformen in Anspruch nehmen könnte. In einer der Cysten aber finden sich, unmittelbar neben Figuren der beschriebenen Art, Mitosen von der gewöhnlichen homöotypischen Form (Fig. 50 a b, und noch mehrere solche daneben), den Metaphasen entsprechend. Ich möchte denken, dass die abnormen Theilungen aus derartigen Formen aberrirt haben. Was aus ihnen wird, weiss ich noch nicht, da die Cysten keine Stadien enthalten, die als letzte Anaphasen über Fig. 48 hinaus anzusprechen wären.

Die Figuren erinnern einigermaassen an einige Zeichnungen Carnoy's (Pl. VII a. a. O. von Astacus und Crangon), die normale Mitosen aus den Hoden darstellen; die Segmente sind dort fast ebenso kurz. Aber diese Figuren bei Carnoy sind alle bipolar, und die Segmente darin keineswegs regellos vertheilt; die Aehnlichkeit ist also doch wohl nur scheinbar.

Wenn die eben geschilderten Mitosen aus dem Salamanderhoden irgendwie eine typische und normale Form vorstellen könnten, so hätte ich sie bei meinem recht grossen Material öfter finden müssen.

Von ganz anderer Art, wie diese Varianten und Abarten der wirklichen Kerntheilung, ist eine Erscheinung die man sehr reichlich in den Hoden des Salamanders trifft; und zwar, so weit meine Erfahrung geht, speciell während der Sommermonate, wenn die Zellenvermehrung in den Cysten florirt.

Es finden sich viele Cysten, mit Zellen verschiedener Grössen, in denen ein Theil der Kerne in einer sonderbaren Veränderung begriffen ist (Fig. 51 a—e). Das Chromatin erscheint diffus im Kern vertheilt und verdeckt jede Structur desselben; dieser tingir-

bare Klumpen ist mehr oder weniger von Vacuolen durchsetzt (Fig. 51 a), unter denen eine besonders gross und an die Peripherie gelagert zu sein pflegt. Andere solche Kerne finden sich, an denen eine solche randständige Vacuole stark vergrössert ist, kleinere daneben nicht vorhanden sind (Fig. 51 b, e), wobei oft einzelne kleine chromatische Brocken am freien Rande der Vacuole liegen (e). In noch anderen ist der Chromatinklumpen verkleinert und besonders stark färbbar (51 c), wieder andere zeigen gar nichts mehr von der Vacuole, nur einen grossen chromatischen Klumpen, und viele sehr kleine solche im Zellenleib verstreut (51 d). Die Zelle ist in solchem Fall verkleinert. Endlich findet man auch vielfach kleine Zellkörper, die nur verstreute chromatische Körnchen, und gar keinen grösseren Kernrest enthalten.

Diese Veränderung habe ich bis jetzt in solchen Cysten, deren Zellen in Mitose waren, nur in ganz einzelnen Exemplaren gefunden; dagegen sind Cysten mit ruhenden Kernen oft so reich daran, dass die Zellen mit dieser Kernveränderung fast die Hälfte darin ausmachen.

Irgend eine Beziehung zur Spermatogenese kann diese Erscheinung keinesfalls haben, da sie zu einer viel früheren Zeit auftritt, als jene; in den Präparaten von Hoden mit Spermatogenese, welche ich bisher studirt habe, waren derartige Bilder nicht vorhanden, ich will jedoch nicht behaupten, dass sie nicht auch gleichzeitig mit der Samenfädenbildung noch vorkommen könnten. Nach dem ganzen Habitus aber handelt es sich offenbar um Processe der Degeneration und des Untergangs von Kernen und Zellen, die aus einstweilen unbekannten Ursachen zur Zeit der Epithelwucherung in manchen Cysten eintreten, und die, wenn auch in der Form nicht ganz gleichartig, am nächsten vergleichbar erscheinen mit der chromatolytischen Entartung der Kerne im ovarialen Follikelepithel, die ich kürzlich an anderem Orte beschrieben habe[69]).

9.

Verhältniss der hier beschriebenen besonderen Formen zum sonstigen Schema der Mitose.

(Vergl. hierfür die schematische Zusammenstellung auf Taf. XXVI.)

Wenn man die Frage stellen will, ob die homöo- und heterotypische Mitose, gegenüber der sonst bei Thieren, Pflanzen und

69) Arch. f. Anatomie und Entwickl. 1885.

Protisten festgestellten, als ganz abweichende und eigene Arten von Kerntheilung zu bezeichnen sind oder nicht: so muss diese Frage jedenfalls verneint werden. Es kommt dafür ja lediglich darauf an, ob die typischen und wesentlichen Erscheinungen auch in diesen Fällen vertreten sind; und das ist entschieden der Fall. In dem Schema der Mitose, das ich früher aufgestellt habe[70]) und das, nach vielem Widerspruch, durch die nachfolgenden Arbeiten[71]) in seinen wesentlichen Punkten bestätigt worden ist, sind diese hauptsächlichen Punkte folgende:

1) Phasenfolge der chromatischen Kernfigur in der Reihe: Spirem, Aster (oder doch sternähnliche, monocentrische Form); Metakinese; Dyaster, Dispirem. Diese Reihenfolge, ihre typische Bedeutung und die darin liegende Repetition der Formen in umgekehrter Ordnung bei Mutter- und Tochterfiguren, hat auch Strasburger, anfangs darin mein Gegner, speciell anerkannt (21) und dies in dem sehr zweckmässigen Vorschlage ausgedrückt, die Formen bis zur Metakinese Prophasen, die der letzteren Metaphasen, und die folgenden, repetirenden Formen Anaphasen zu nennen.
2) In der Längsspaltung der chromatischen Fäden, welche nach meinen Erfahrungen schon in der Knäuelform (Spirem) vorhanden, und vielleicht von vornherein in den Fäden präformirt ist, liegt das wesentliche Princip der Halbirung der Kernstructur und des darin enthaltenen Chromatins, behufs der gleichen Vertheilung dieser Substanzen auf die Tochterkerne; und zwar (was ich selbst allerdings nur als möglich hingestellt, und was erst Heuser, van Beneden und Rabl direct nachgewiesen haben) erfolgt diese Vertheilung in der Weise, dass je ein Halbfaden der Spaltung in je einen Tochterkern übergeht.

In diesen wesentlichen Punkten stimmt nun sowohl die heterotypische, als die homöotypische Mitose der Spermatocyten vollkommen mit derjenigen bei anderen Zellenarten überein.

Die Abweichungen bei der ersteren Form liegen nur darin, dass 1) die Knäuelform nie so dicht ist wie bei anderen Zellenarten; 2) die Schwesterfäden, in welche die Segmente sich spalten,

70) **5**, **6**, **7** und **8**.

71) Ausser Anderen besonders: **16**, **12**, **21** und **18**.

mit den Enden zunächst bis in die Metakinese aneinander haften; 3) die monocentrische Form (Aster) kurzdauernd ist und wegen gewundener Fädenlage einen radiären Bau nur undeutlich zeigt; 4) das Endstadium der Metakinese (hier Tonnenform) sehr prolongirt ist und (vermöge des erwähnten Zusammenhaftens der Fädenenden) einen sehr eigenthümlichen Habitus hat; endlich dass 5) eine einstweilen unverständliche zweite Längsspaltung der Fäden im Dyaster auftritt. — Alles dies ist gewiss sonderbar genug; aber alle die typischen Erscheinungen der Mitose, die ich eben zusammenstellte, bleiben dabei doch repräsentirt.

Noch deutlicher ist dies der Fall bei der homöotypischen Form. Hier bestehen nur folgende Abweichungen: 1) wiederum die Lockerheit der Knäuelform; 2) in der Metakinese eine relativ frühe, völlige Separation der Schwesterfäden der Längsspaltung; 3) Prolongation der Metakinese in der Weise, dass die so separirten und dislocirten Segmenthälften noch längere Zeit in der Nähe des Aequators verweilen, ehe sie sich zu den Tochtersternen ordnen.

Ausserdem in beiden Fällen die Eigenheit, dass die Zahl der anfänglichen resp. der gespaltenen Segmente (12 resp. 24) nur halb so gross ist, als bei Zellen anderer Gewebe (24 resp. 48)[72]. Bei der heterotypischen Form wird dann durch die zweite Längsspaltung im Dyaster die Zahl nochmals verdoppelt.

Es wird wohl ein Jeder anerkennen, dass hiermit, bei allen ihren Eigenthümlichkeiten, diese Processe noch durchaus in den Rahmen meines Schemas der Mitose hineinpassen.

Ob man dies auch von jenen anderen Kerntheilungsvorgängen sagen darf, die ich im letzten Kapitel als „Anomale Abweichungen der Mitose“ erwähnt habe, darüber möchte ich mir bis zu weiterem Aufschluss über diese Formen noch kein Urtheil erlauben.

10.

Beziehungen des Beschriebenen zu dem Buche J. B. Carnoy's: „La Cytodiérèse chez les Arthropodes“.

Das genannte Buch Carnoy's hat gewiss jeden Untersucher und Kenner der Zelltheilungserscheinungen sehr überrascht. Denn nachdem wir nun grade in der jüngsten Zeit auffallende Belege

72) Gilt selbstverständlich zunächst speciell nur für Salamandra.

dafür erhalten haben, dass die Erscheinungen der Mitose, bis in sehr specielle Einzelheiten hinein, bei Zellenarten der verschiedensten Lebewesen gleich oder doch homolog sind, lässt sich die Quintessenz der Schlüsse, zu denen Carnoy gelangt, in dem Satz seiner Table des matières, p. VIII ausdrücken: „Les phénomènes charactéristiques de la caryocinêse sont variables; aucun ne paraît essentiel".

Und dies soll nach Carnoy in einem solchen Grade der Fall sein, dass damit alle bisher ermittelten Gesetze im Verlauf der Mitose vollständig über den Haufen fallen würden. Ich greife dafür nur die wesentlichsten Abweichungen heraus, die nach Carnoy sollen vorkommen können — und zwar, wie hervorzuheben ist, keineswegs als abnorme Varianten auftreten, sondern zu regelrechter Kern- und Zelltheilung führen sollen.

1) Es giebt nach Carnoy zwei verschiedene Formen der Metaphasen, oder, um seinen Ausdruck zu brauchen, der Aequatorialkronen[73]). Die eine davon entspricht der Sternphase und Metakinese der gewöhnlichen (bisher bekannten) Mitose, wobei die Längsspaltung wie gewöhnlich vorhanden sein kann. Die zweite, von Carnoy „Couronne à bâtonnets droits" genannt, schildert er so: der Knänel segmentirt sich, die Segmente, ohne dass eine Längsspaltung stattgefunden hat, strecken sich parallel der Axe zu langen Stäben, und theilen sich dann im Aequator quer. Auf diese Weise würde also die Zahl der Segmente für die Tochterkerne zwar verdoppelt, wie sonst, aber nicht durch Längsspaltung, sondern durch Querhalbirung.

2) Es giebt ferner nach Carnoy noch eine andere Form der Mitose, welche in allem Sonstigen der gewöhnlichen ähnlich ist, welcher aber die Längsspaltung und überhaupt jede Verdoppelung der Segmente ganz fehlt. Der Knäuel segmentirt sich, die Segmente gruppiren sich zu einer monocentrischen Sternform (Couronne équatoriale), sie sondern sich dann in zwei Gruppen gegen die Pole auseinander als Couronnes polaires — aber

---

73) Carnoy begreift unter „Couronne équatoriale" die Sternphase nebst der Metakinese; unter „Couronnes polaires" die Anaphasen, also Dyaster nebst Spirem.

alles ohne Spaltung oder sonstige Theilung. Dabei müsste natürlich die Gesammtzahl der Segmente von Anfang bis Ende gleich bleiben; und Carnoy giebt denn auch an, dass die Zahl der Segmente in jeder Tochterkrone nur halb so gross ist wie die in der Mutterkrone[74]).

3) Hiernach erkennt Carnoy natürlich der Längsspaltung gar keine fundamentale Bedeutung bei der Mitose zu. Sie kann nach seiner Ansicht bis in das Dyasterstadium der Tochterkerne verschoben werden; sie kann ganz fehlen, und durch eine Querhalbirung der Segmente ersetzt werden; und endlich können beide fehlen. Die neueren Arbeiten[75]) hatten als ein ganz besonders interessantes Resultat aufzuweisen, dass in der Längsspaltung das eigentliche Halbirungsprincip der ganzen Kernstructur, und der chromatischen Substanz in derselben, gelegen ist. Nach Carnoy wäre dies Ergebniss eine völlige Illusion.

Ich führe die verschiedenen Formen, die nach ihm vorkommen können, hier nochmals nach der Uebersicht auf, die Carnoy selbst auf p. VI, T. d. mat., § I, V gegeben hat:

1) Die Dislocirung der Aequatorialkronen[76]) geschieht ohne Theilung (das heisst: ohne Längsspaltung oder Quertrennung der Segmente).
2) Sie geschieht mit Theilung der Segmente, und zwar entweder
   a. mit Längsspaltung, oder
   b. mit Quertrennung derselben.

Ausserdem soll

3) Die Längsspaltung, wo sie auftritt, vielfach nicht in den Prophasen und Metaphasen, sondern erst in den Anaphasen (Dyaster) geschehen. Auch dies würde mit dem Princip, dass je ein Halbfaden in je einen Tochterkern einzugehen hat, in vollkommenem Widerspruch sein.

Als ich das Buch Carnoy's durch die Güte des Autors er-

74) Worin er ohne Zweifel völlig recht gezählt hat — man vergleiche meine Fig. 38—44, Taf. XXV, und C Taf. XXVI; aber womit sein ganzer Satz noch keineswegs gestützt ist, — siehe das Folgende.

75) 8, 12, 20, 10, 18.

76) Das heisst nach unserer Ausdrucksweise: die Metakinese, oder die Gruppirung der beiden Tochterfiguren aus der Mutterfigur.

hielt[77]), hatte ich den grössten Theil der Beobachtungen über die Spermatocytentheilung bei Salamandra, die hier beschrieben sind, schon gewonnen. Es frappirte mich beim ersten Blick auf viele von Carnoy's Abbildungen, dass sie grosse Aehnlichkeit mit diesen meinen Objecten zeigten, und ich fand bei näherem Nachsehen, dass nicht nur diese Abbildungen Hodenzellen betrafen, sondern dass fast der ganze Inhalt von Carnoy's Buch „La cytodiérèse chez les Arthropodes" sich nur auf die Theilung der Spermatocyten bei den Arthropoden bezieht. Was darin andere Gewebe betrifft, so insbesondere der erste Abschnitt über directe Theilung, kommt für die oben citirten Schlüsse Carnoy's nicht in Betracht; diese Schlüsse sind durchaus nur auf die Verhältnisse bei Spermatocyten begründet.

Man betrachte nun meine Abbildungen der homöo- und heterotypischen Theilungsform, und vergleiche sie mit denen, welche Carnoy von seinen scheinbar so eigenthümlichen Typen giebt: man wird wohl gleich mir durch die Aehnlichkeit überrascht sein. Die „Couronnes à bâtonnets droits" von Carnoy erinnern sofort an die lange bekannten Tonnenfiguren von Salamandra (Fig. 22—25 hier). Die äquatoriale Quertrennung, die Carnoy in jenen Kronen geschehen lässt, findet sich auch bei den Tonnen von Salamandra wieder — s. die gleichen Figuren — nur freilich dass sie sich hier ganz anders erklärt. Wenn ich die Schilderung Carnoy's nach diesen meinen Befunden beurtheilen wollte, so würde ich sagen: Carnoy hat wahrscheinlich die Längsspaltung in den vorangehenden Knäuelformen übersehen[78]), was bei seinen Objecten leicht geschehen konnte; denn wie er selbst beklagt[79]), sind die Hodenzellen der Arthropoden und ihre Kerne verhältnissmässig recht kleine Objecte in Vergleich mit den meinigen, und selbst bei diesen hatte ich ja bei meinen ersten Arbeiten die Längsspaltung nicht gefunden. Wenn aber diese Längsspaltung vorhergegangen ist, wird Carnoy's ganzer Schluss hinfällig, nach welchem es eine Kerntheilung „à bâtonnets droits" ohne Längsspaltung, und mit Quertrennung im Aequator geben soll. Seine bezüglichen Bilder können dann ganz ebenso erklärt werden wie meine Metaphasen

77) Um Weihnachten 1885.

78) Vergl. Carnoy's Fig. 15—18, Pl. II und viele ähnliche.

79) p. 209 a. a. O.

der heterotypischen Theilungsform: die Fäden in den Couronnes à bâtonnets droits **sind** schon gespalten, und die Quertrennung im Aequator ist nichts anderes als die Trennung der vorher verschmolzenen Enden der Secundärfäden (vergl. dafür oben, in der Beschreibung der heterotypischen Form).

Ferner: die Fälle, welche Carnoy als Mitose ohne jede Spaltung oder Quertrennung der Segmente aufgefasst hat (s. oben, Nr. 1), sind bei Salamandra repräsentirt durch die Metaphasen und Anaphasen der homöotypischen Theilungsform (Fig. 38—44, Taf. XXV hier). Bei Salamandra ist auch hier die Längsspaltung im Spirem vorhergegangen (Fig. 34—37, Taf. XXV hier), die Spaltfäden haben sich in der Metakinese (Fig. 37—38) vollkommen von einander dislocirt, und dadurch erklärt es sich, dass die Segmente in der radiären Form, welche auf diese Metakinese folgt, bereits doppelt so zahlreich sind, wie nachher in jedem einzelnen Tochterstern (Fig. 42—44). Es wäre auch hier möglich, dass Carnoy die Spaltung in den Spiremen übersehen hat, ja dass sie vielleicht bei seinen kleinkernigeren Objecten mit heutigen Mitteln in diesen Formen gar nicht zu sehen ist.

Der dritte Punkt in Carnoy's Befunden, der die allgemeinen Gesetze der Mitose auf den Kopf zu stellen scheint (s. oben in der Aufzählung, 3) — das angebliche Eintreten von Längsspaltung erst in den Tochtersternen — bezieht sich auf völlig richtige Beobachtungen dieses Forschers, nur dass er sie, wie ich denke, wiederum nicht richtig gedeutet hat, weil er die schon vorhergegangene Längsspaltung nicht gefunden hatte. Bei Figuren, wie Carnoy's Fig. 48 b und 73 a b[80]) handelt es sich meines Erachtens um nichts anderes, als um die räthselhafte zweite Längsspaltung bei der heterotypischen Form, die ich früher gefunden[81]) und hier oben unter „Dyaster" genauer besprochen habe. Dieser zweiten Längsspaltung ist aber bei meinen Objecten in der Knäuelform bereits eine erste voraufgegangen; und ich finde bei Carnoy keine Garantie dafür, dass dies nicht auch bei den seinigen der Fall gewesen sein könnte. Er hat überhaupt niemals, für keinen der von ihm angenommenen Theilungstypen, Knäuel mit gespaltenen Fäden gezeichnet; da ich nun aber gefunden

80) Siehe bei Carnoy p. 332 und 336.

81) Carnoy hat sich a. a. O. auch auf diese meine Angaben bezogen.

habe[82]), dass die Längsspaltung bei Vertrebraten und Pflanzen allgemein bereits im Knäuelstadium zu finden ist, so muss ich vermuthen, dass es auch bei Arthropoden schwerlich anders sein wird, und dass Carnoy sie dort nicht gesehen hat, weil dies offenbar bei der Kleinheit der Verhältnisse ziemliche Schwierigkeit haben muss.

Ein anderer Punkt, den Carnoy für seine hier in Rede stehende Behauptung anführt, ist dafür, wie mir scheint, ohne Belang. Er hat im Hoden bei Clubiona 5—6 Cysten gefunden, in denen Couronnes équatoriales (also Sternformen und Metakinesen) mit Längsspaltung, und unmittelbar daneben Figuren zu sehen waren wie seine Fig. 191: in dieser liegen 13[83]) Segmente, jedes mit scharfer und sehr schematisch gezeichneter Längsspaltung, 10 davon in einer Mittelgruppe locker beisammen, drei andere gegen den einen Pol stark herausgerückt. Hieraus will Carnoy schliessen (p. 336), dass die erste Längsspaltung auch nach dem Stadium der Couronne équatoriale, und zwar erst in dem der Tochtersterne stattfinden könne. Dieser Schluss ist aber durchaus nicht begründet. Denn es kommt sehr vielfach auch bei anderen Zellenarten vor, dass die Segmente, die bereits in der Knäuelform längs gespalten wurden, in der folgenden Sternphase zum Theil zeitweise aus der Mittelfigur herausgezerrt und gegen die Pole gerückt liegen; so wie es in den Uebergangsstadien vom Knäuel zum Stern auch vorkommt, dass die ganze Segmentgruppe äusserst locker und sperrig fast durch den ganzen Kernraum vertheilt gefunden wird[84]); auch später in der Metakinese können einzelne Schleifen polarwärts herausrücken[85]). Derartige Bilder können es auch sein, die

---

82) Was ich im folgenden Theil dieser Arbeiten noch näher beschreiben werde. Vorläufig mitgetheilt war es schon auf dem Kopenhagener Aerztecongress.

83) Es sind wohl andere, die mehr verdeckt lagen, nicht mitgezeichnet.

84) Man möge hiefür z. B. meine früheren Figuren 8 u. 9, Taf. VII in **6**, Taf. VI e f in 8, oder bei Rabl (18) Fig. 15 Taf. IX, Fig. 3 Taf. X vergleichen. Für meine eben citirte Fig. 8, sowie für Taf. VI e f in **8**, muss dazu bemerkt werden, dass hier die Fäden jedenfalls schon als gespalten anzunehmen sind; bei Fig. 8 waren sie durch das Reagens wieder conglutinirt, an den lebenden Objecten e f aber lässt sich die Spaltung in diesem Stadium kaum erkennen.

85) Siehe z. B. Fig. 13 u. 14 Taf. VII in **6**.

der Carnoy'schen Fig. 191 entsprechen, und solche können also keinerlei Grund für die Annahme abgeben, dass die Spaltung erst im Dyaster beginnen könnte.

Es liegt hiernach der Gedanke sehr nahe, dass alle die Eigenthümlichkeiten, die Carnoy als fundamental abweichende Formen der Mitose im Allgemeinen aufgefasst hat, nichts anderes sind, als dieselben speciellen Eigenthümlichkeiten der Mitose bei den Spermatocyten, welche ich hier beschrieben und von denen ich gezeigt habe, dass sie keineswegs fundamental vom sonstigen Typus abweichen.

Diesen Gedanken als bestimmte Behauptung hinzustellen, habe ich kein Recht, da es mir in der Zeit, die seit dem Erscheinen von Carnoy's Buch vergangen ist, nicht möglich war, Objecte von Arthropoden genau nachzuprüfen [86]). Ich habe deshalb überlegt, ob ich die obigen Vermuthungen überhaupt schon jetzt äussern soll, entschliesse mich aber dazu besonders aus zwei Gründen. Erstens ist es sehr die Frage, ob überhaupt eine genaue Nachuntersuchung von Carnoy's Objecten über den wesentlichsten Punkt Aufschluss wird geben können; denn diese Objecte sind eben relativ kleinkernig, und sind ferner gewiss ebenso sehr, vielleicht noch mehr als die von Amphibien, der Entstellung durch Reagentien ausgesetzt, wofür jeder Kenner der Kerntheilung in Carnoy's Abbildungen mannigfache Belege finden kann. Die Längsspaltung ist schon bei der zweiten Generation der Spermatocyten von Salamandra nur bei ausgesucht guter Fixirung und

---

86) Herr Professor Carnoy war nicht in der Lage, mir auf mein Ersuchen einige conservirte Objecte zur Ansicht zu senden, da er selbst keine solche mehr besass. Während des Abschlusses dieser Zeilen wird mir die kürzlich erschienene Abhandlung Platner's (24) bekannt, welche sich auf die Theilung von Hodenzellen bei Insecten (Pygaera bucephala und Sphinx Euphorbiae) bezieht. Auf die theoretischen Schlüsse Platner's einzugehen, fällt noch nicht in den Bereich und Zweck meiner vorliegenden Arbeit; sachlich können Platner's Ergebnisse jedenfalls nicht als Bestätigungen der obigen Sätze Carnoy's betrachtet werden, schon deshalb nicht, weil er bestimmt entgegen diesem Forscher angiebt, dass „die Theilung der äquatorialen Chromatinelemente stets in der Längsrichtung erfolge" (S. 359 a. a. O.), also doch die Längsspaltung für seine Objecte als constante Erscheinung betrachtet; übrigens auch in anderen Punkten Carnoy entgegentritt.

schärfster Tinction deutlich zu sehen[87]); wie viel schwerer muss dies bei den meisten, vielleicht allen Arthropoden sein. Denn Carnoy selbst sagt wörtlich[88]): „Das Studium der Karyokinese bei den Arthropoden ist mühsam und hat grosse Schwierigkeiten. Die Hodenzellen sind dort allgemein von kleinen Dimensionen. Die der Panorpen, Chilopoden etc. sind zwar gross, aber unglücklicherweise, ausgenommen die der Scolopendren, arm an Chromatin etc." Ist es aber dann vom Standpunkt eines Naturforschers richtig, solche Objecte zu benutzen und zu Grunde zu legen, um so sehr weitgehende Schlüsse aufzubauen, wie es Carnoy jetzt gethan hat? Ich hielt es doch für nützlich, alsbald darauf hinzuweisen, wie wenig gesichert diese Schlüsse sind.

Mein zweiter Grund ist, dass in einer Besprechung der Arbeiten Carnoy's, die kürzlich an sehr geachteter Stelle erschien[89]), dem Buche „La Cytodiérèse chez les Arthropodes" eine sehr hohe Wichtigkeit zugesprochen wird. Der Autor dieser Besprechung, der selbst auf dem Gebiet cellularer Forschung beschäftigt ist und sich durch Arbeiten daraus bekannt gemacht hat, scheint nach seinem Wortlaut[90]) gar nicht daran zu zweifeln, dass Carnoy's Satz von der völligen Variabilität und Inconstanz der mitotischen Vorgänge in ganz überzeugender Weise begründet sei. Dass dies nicht der Fall ist, habe ich deshalb hier möglichst bald zeigen wollen.

Also fasse ich meine oben geäusserten Zweifel hier nochmals kurz in Folgendem zusammen: Wenn Carnoy seine angeführten Sätze beweisen will, so muss er meines Erachtens zuvor beweisen, dass in all den Fällen, wo er seine ganz abweichenden Formen der Mitose annimmt, bei seinen Objecten keine Längsspaltung in den Knäuelstadien vorhanden war, wie ich solche bei den meinigen nachgewiesen habe. Kann er dies zeigen, so würde ich bereitwillig anerkennen, dass wir Anderen Alle uns geirrt haben, und dass „alle Erscheinungen der Karyomitose variabel sind und keine davon essentiell erscheint." Kann er es aber nicht zeigen,

---

87) Und auch dies nur mit Systemen von der Güte, wie Zeiss $^{1}/_{18}$.

88) p. 209 a. a. O.

89) Arthur Bolles Lee: Carnoy's Cell Researches. Quart. Journ. of micr. science, 1886 April, p. 481.

90) a. a. O. p. 494, Zeile 11 ff.

so sind seine hier besprochenen Schlüsse hinfällig und kommen nicht weiter in Betracht: denn wenn solche Längsspaltung voranging, so lassen sich seine anscheinend abweichenden Typen der Kerntheilung ganz ohne Zwang ebenso, wie die hier von mir beschriebenen, in den allgemeinen Rahmen der Karyomitose einordnen.

Auch dann aber würde Carnoy's Buch immer noch ein sehr schätzenswerther Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung bleiben. Denn es würde einen auf sehr ausgedehnter Arbeit beruhenden Beleg dafür geben, dass die Modificationen im Typus der Mitose, die ich hier von Spermatocyten eines Wirbelthiers beschrieben und als hetero- und homöotypische Form bezeichnet habe, auch bei den Spermatocyten der Arthropoden durchweg verbreitet sind, und also mit einiger Wahrscheinlichkeit als eine Eigenthümlichkeit der Spermatocyten überhaupt aufgefasst werden können. Ausser bei diesen, sind sie bis jetzt in ähnlicher Form beim Ei eines Thieres (Ascaris, van Beneden, s. oben) gefunden worden; also, was gewiss nicht ohne Interesse ist, bisher nur bei Generationszellen[91]).

Ich habe mich hier absichtlich nur mit dem Theil von Carnoy's Angaben beschäftigt, welcher mit meinem hiesigen Gegenstand in naher Berührung steht. Auf manches Andere aus dem sonstigen Inhalt seines Werkes werde ich in den folgenden Theilen dieser Arbeiten noch Bezug zu nehmen haben.

Im Anschluss mögen hier noch einige Worte über die Bezeichnungen Platz finden. In dem neuen Buche Carnoy's ist eine Nomenclatur der Zelltheilungsvorgänge empfohlen und benutzt, welche sehr wesentlich von derjenigen abweicht, die jetzt gebräuchlich ist. Carnoy's Ausdruckweise könnte dadurch bestechen, dass Einiges in ihr auf den ersten Blick einfacher zu sein scheint als in der unsrigen. Ich finde es deshalb dienlich hier kurz zu

91) Es scheint mir nach den früheren Arbeiten der Botaniker, insbesondere Strasburger's, dass auch bei der Theilung von pflanzlichen Spermatocyten, also Pollenmutterzellen, ähnliche Verhältnisse vorkommen könnten; doch mag ich darüber einstweilen keine Muthmassungen machen, da ich solche Objecte noch nicht hinreichend selbst untersuchen konnte.

vertreten, dass dieser Vortheil imaginär ist und dass Carnoy's Terminologie dem Verständniss der Sache selbst nicht grade förderlich sein würde.

Ich nenne die Kerntheilung, so weit sie mit Bildung regelmässiger Fadenfiguren der Kernsubstanz verläuft, kurz Mitose oder Karyomitose (Synon. „indirecte Theilung"); die Kerntheilung, bei welcher solche Fadenfiguren nicht gebildet werden, amitotische Theilung („directe Theilung"). Das Nähere hierüber und die Darlegung, weshalb die eingeklammerten Synonyme weniger zweckmässig sind, findet man in **8** und **23** von mir gegeben. Carnoy, der meine Aeusserungen am ersteren Orte und das Wort Mitose nicht weiter erwähnt, will jetzt die erstere Theilungsform „Division cinétique", die letztere „Division acinétique" nennen[92]). In **23** habe ich besprochen, dass dies bereits durch meine fast gleichlautenden Ausdrücke „mitotisch und amitotisch" anticipirt war und dass ich diese für besser halten muss, weil sie mehr über das Wesen der Sache aussagen und weil die Bezeichnung „akinetisch" für die amitotische Theilung schon an sich unrichtig ist, bei welcher eine Kinesis, d. h. Bewegung ja nicht fehlt.

Carnoy's Wort für Zelltheilung „Cytodiérèse (ursprünglich, wenn ich recht erinnere, von Henneguy eingeführt) mag im Französischen brauchbar sein, wo man kein einzelnes Wort für Zelltheilung hat; im Deutschen können wir es wohl füglich entbehren.

In Bezug auf die Formerscheinungen der Mitose unterscheidet Carnoy (p. 250—251 a. a. O.) nur zwei Hauptphasen: die erste reicht bis zur Constitution der „Couronne équatoriale" (monocentrische Form, Aster), die zweite umfasst alles Folgende, Meta- und Anaphasen, und Carnoy theilt sie wieder in zwei „Etappen": 1) Bildung der „Couronnes polaires" (= Dyaster) und Reconstitution der Tochterkerne (= Dispirem). Der Grund, welchen Carnoy für diese Zusammenziehung der Phasen angiebt, ist: „dass sie nicht von einander abgegrenzt seien" (p. 250)[93]). Von einer „abgegrenzten Phase" habe ich noch nie etwas gehört. Ich muss in der That glauben, dass Carnoy, ebenso wie andere Forscher, die gegen meine Phaseneintheilung früher ähnliche Bedenken ge-

92) **3**, p. 409.

93) „Qu'elles ne sont pas distinctes l'une de l'autre".

äussert haben, den Sinn dieses Wortes nicht versteht. Phase heisst Erscheinungsform, nicht Abschnitt; und grade deshalb habe ich ja den Ausdruck gewählt, weil es das Wesen einer Phase ist, dass sie keine scharfen Grenzen hat, und weil ich damit andeuten wollte, dass ein allmählicher Uebergang zwischen den Einzelformen der Mitose existirt. Soll man denn etwa eine auffallende Form deshalb nicht nach ihrem Charakter beschreiben und benennen, weil sie ohne Grenze aus anderen Formen hervor- und in andere übergeht? Jedermann spricht von den 4 Mondphasen, und weiss doch, dass sie ohne jeden Absatz auf einander folgen. Carnoy verkennt offenbar, was im vorliegenden Fall mit der Phaseneintheilung und mit den Benennungen „Knäuel, Stern u. s. w.“ eigentlich bezweckt worden war. Es kommt bei der Beschreibung eines neuentdeckten Gebietes nicht darauf an, philosophische Eintheilungen zu machen; sondern es kommt einfach praktisch darauf an, im vorliegenden Fall nach der bestimmten Form sofort orientirt zu sein, in welchem Zeitpunkt der Fadenmetamorphose sich der Kern befindet; so wie es dem Embryologen darauf ankommt, nach bestimmt bezeichneten Stadien sofort zu wissen, in welcher Entwicklungsperiode der Keim steht. Dass in diesem Sinne meine Phaseneintheilung hinreichende Dienste leistet, zeigt sich deutlich genug darin, dass die Untersucher der Zelltheilung, darunter auch solche (wie z. B. van Beneden), die mit meinen Phasen nicht ganz einverstanden sind, in der Beschreibung sich fortwährend der Knäuel, Asteren und Dyasteren bedienen, und dass Carnoy selbst, obwohl er ja bis zum Aster keinerlei Phase unterscheiden will, sich bei der Besprechung der Anfangsformen häufig genug veranlasst sieht von der „Forme pelotonnée“ zu sprechen.

Die Ausdrucksweise Carnoy's erscheint zwar in sofern als eine Abkürzung, als sie nur 4 Formen benennt, wo ich 5 benannt habe; aber ich kann darin keinen Vortheil finden, sondern nur einen Nachtheil, weil eben zwei auffallende und für den Theilungsvorgang wesentliche Formen, der Knäuel und die Metakinese, dabei ohne Benennung geblieben sind. Und für die rasche Orientirung und den bequemen Ausdruck dürfte Carnoy's Benennungsweise sich schwerlich empfehlen: nach ihm würde man zum Beispiel, um zu bezeichnen, in welchem Stadium ein Kern meiner Fig. A 6, Taf. XXVI steht, zu sagen haben: „er steht in der

zweiten Etappe der zweiten Hauptphase", während man nach meinen Ausdrücken einfach sagen kann: „er steht im Dispirem".

Ich gebe zu, dass die Ausdrücke „Aequatorialkrone und Polarkronen" sehr hübsch klingen und sehr einfach verwendbar erscheinen, um die Bezeichnung abzukürzen; aber es wird damit die Abkürzung soweit getrieben, dass das Verständniss der Formen darunter leidet. Es ist doch ganz gewiss für eine zukünftige physikalische Erklärung dieser Erscheinungen nicht gleichgültig, dass in diesen Formen vor der Metakinese zuerst eine gewundene oder gebogene, dann eine radiäre Anordnung der Fäden auftritt, und dass nach der Metakinese diese beiden Anordnungen wiederum, aber in umgekehrter Folge erscheinen. Carnoy's Ausdrucksweise trägt diesen beiden Anordnungen gar keine Rechnung, indem sie sowohl die radiären Formen als die Knäuelformen als „couronnes" zusammenwirft; schon dies ist für mich ein Grund, seine Bezeichnungen nicht anzunehmen.

Die vorstehende Arbeit war dem thatsächlichen Inhalt nach schon im Sommer 1886 abgeschlossen und ich habe über ihre wesentlichen Ergebnisse bereits auf der Berliner Naturforscher-Versammlung (Anatomische Section, 1. Sitzung) kurz berichtet; nur durch äussere Umstände wurde die Publikation bis jetzt verzögert.

Kiel, Januar 1887.

Alphabetisches Verzeichniss der erwähnten Literatur.

1) Giuseppe Bellonci, Sui nuclei polimorfi delle cellule sessuali degli anfibi, Bologna 1886.

2) Edouard van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. 1883.

3) J. Carnoy, la cytodiérèse chez les Arthropodes. 1885.

4) Duvernoy, Fragments sur les organes génitourinaires. 3. 1851.

5) W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16. S. 302, 1878.

6) Derselbe, Fortsetzung v. 5, ebenda Bd. 18, 1880, S. 151.

7) Derselbe, Fortsetzung etc., ebenda Bd. 20, 1881, S. 1.

8) Derselbe, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, 1882.

9) Grünhagen, im Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1885, vorl. Mittheilung.

10) Guignard, Nouvelles recherches sur le noyan cellulaire etc., Annales des sciences nat., 1885, Tom. 20, p. 310.

11) Henneguy, Division des cellules embryonnaires chez les Vertebrés. Comptes rendus 1882, 6.

12) Emil Heuser, Beobachtungen über Zellkerntheilung. Botan. Centralblatt 1884, Nr. 1—5.

13) Knauer, Naturgeschichte der Lurche. Wien 1878.

14) Fr. Leydig, Untersuchungen über Fische und Reptilien.

15) M. Nussbaum, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikr. Anat. 1880, Bd. 18, S. 1.

16) W. Pfitzner, Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seiner Theilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. 1883, S. 616.

17) G. Platner, Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehungen zur Kerntheilung.

18) C. Rabl, Ueber Zelltheilung. Morphol. Jahrbuch Bd. 10.

19) Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten des zoolog. zootom. Instituts in Würzburg, III.

20) E. Strasburger, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne. Arch. f. mikr. Anat. 1882.

21) Derselbe, Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Ebenda 1884.

22) v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 1, 3, 12, 15 u. f.

Nachtrag.

23) W. Flemming, Zur Orientirung über die Bezeichnung der verschiedenen Formen von Zell- und Kerntheilung. Zoolog. Anzeiger Nr. 216, 1886.

24) G. Platner, Die Karyokinese bei den Lepidopteren. Internat. Monatschrift f. Anat. u. Hist., 1886, S. 341.

25) G. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

(Nr. 24 und 25 kamen mir erst kurz vor dem Abschluss dieser Arbeit zu Händen und konnten nur noch theilweise mit benutzt werden.)

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII—XXVI.

Ueber Alles hier nicht Gesagte giebt der Text Auskunft.

Alle Bilder auf Taf. XXIII, XXIV und XXV sind nach den Objecten, mit Zeiss homog. Immers. $^{1}/_{18}$ gezeichnet, im Farbenbild und unter Controle durch mittlere Blende. Die meisten sind mit Ocular 3 aufgenommen und in dieser Vergrösserung mit Oc. 1 ausgeführt, einige blos mit letzterem, daher kleiner.

Behandlung: siehe Cap. 2 Untersuchungsverfahren.

Für viele der Bilder gilt, dass nur ein Theil der chromatischen Fäden gezeichnet, die mehr verdeckt liegenden fortgelassen oder nur angedeutet sind.

Die Structuren in der Zellsubstanz sind, als für den Inhalt dieser Arbeit weniger in Betracht kommend, zum Theil etwas schematisch gehalten, in einzelnen Figuren fortgelassen.

Tafel XXIII und XXIV.

Alle Figuren von der grosszelligen Generation, heterotypische Form (vergl. Cap. 3, 4 u. 5).

Fig. 1. Ruhender Kern.

Fig. 2. Uebergang zum Spirem, Aufblick auf das Polfeld; nur ein Theil der Fäden gezeichnet. Ihre Längsspaltung war hier wahrscheinlich schon vorhanden, aber die Spaltfäden wieder conglutinirt.

Fig. 3. 4. Spireme mit Längsspaltung. Verdeckte Fäden nur angedeutet.

Fig. 5. Randprofilbild eines solchen Kerns.

Fig. 6. Spirem mit vollendeter Längsspaltung und beginnender Dislocation der Spalthälften.

Fig. 7. Ebenso; 7 a hohe, 7 b tiefe Einstellung. Das Polfeld p liegt am rechten Rande des Kerns; die Fädenlage an seinem tiefen Rande (in 7 b) ist durch viele sich deckende Fäden undeutlich.

Fig. 8. Endstadium des Spirems; Kernmembran noch erkennbar.

Fig. 9—13. Dem Aster entsprechende Formen, von undeutlich radiärem Bau. In einigen (9, 10) ist das achromatische Fädenwerk in der Kernfigur sehr deutlich abgesetzt.

Fig. 14. Eine Form dieser Art, breitgedrückt, indem die Zelle in einem frischen Zupfpräparat sich am Objectglas flach gelegt hat und in diesem Zustand fixirt ist (vergl. Cap. 2).

Fig. 15—20. Auftreten der Kernspindel, und gleichzeitiger allmählicher Uebergang der chromatischen Figur, durch sehr verwickelte dichte Fädenlagen (Anfang der Metakinese), zur

Fig. 21—23. Tonnenform (eigentliche Metakinese, hier sehr lange andauernd). Aequatoriale Knöpfchen.

Fig. 24. Eine solche Tonne vom Pol aus, ein wenig schräg gesehen; die Fäden abzählbar, 12 Schleifen an jedem Pol. Die nach oben gewendeten sind dunkel gehalten.

Fig. 25. Ende der Metakinese: Trennungen im Aequator; verdünnte Ausziehungen der Fäden.

Fig. 26. Uebergang dieser Form zum Dyaster (sehr kurzdauernd, daher selten zu treffen), mit beginnender zweiter Längsspaltung.

Fig. 27. 28. Dyasteren, mit zweiter Längsspaltung.

Fig. 28—31. Endformen des Dyaster. 31 schon Uebergang zum Dispirem (Zellkörper getheilt).

Fig. 32. 33. Dispirem. Einzelne gröbere Körner sind in der Zelle und zwischen den Spindelfasern erschienen (wie schon in Fig. 29—31).

Fig. 33 a. Uebergang des Dispirems zum Ruhezustand.

Tafel XXV.

Fig. 34—44: Homöotypische Form (vergl. Cap. 6).

Fig. 34 u. 35. Spirem mit Längsspaltung.

Fig. 36. Aster, undeutliche Sternform.

Fig. 37. Metakinese. (Dislocirung der Schwesterfäden von einander.)

Fig. 38—40. Endstadien der Metakinese, langdauernd: längerer Aufenthalt der dislocirten Halbsegmente in der Nähe des Aequators. — Die 24 Segmente sind abzählbar, die höher liegenden dunkel gehalten.

Fig. 41. 42. Der folgende Dyaster, 41 vom Pol gesehen, die 12 höher liegenden Schleifen dunkel gehalten (einen ganz ähnlichen Anblick gewähren die Formen 38—40 vom Pol, nur die Lagerung etwas dichter und die polaren Hälften nicht genau durch die Einstellung zu sondern). 42 quer gegen die Axe.

Fig. 43. Gleiches Stadium der zweiten Generation; 43 a und 44 je eine solche Tochterfigur vom Pol, Fälle wo 12 Schleifen leicht zählbar waren.

Fig. 45—50: Varianten und anomale Formen, Beschreibung siehe in Cap. 8.

Fig. 45. Form mit sehr kurzen Segmenten.

Fig. 46—50. Anomalien, Erklärung s. Cap. 8.

Fig. 51 a—e. Entartungsformen von Kernen, Erklärung ebenda.

Fig. 52—54. Dyaster und Dispirem von Fritillaria imperialis, um das Verhalten der Kernspindel im Aequator zur Zeit der Zellkörpertheilung zu zeigen. Alkohol-Safranin. Vergl. S. 422.

Tafel XXVI

zeigt zum bequemen Vergleich eine schematische Nebeneinanderstellung der gewöhnlichen Mitose (A) mit der heterotypischen (B) und homöotypischen (C). Es ist überall nur je ein Drittel der Segmente dargestellt (vergl. dafür Cap. 7: Zahl der chromatischen Segmente).

In A 2. 3. 4 und B 1. 2. 3. 4 bezeichnen die Sternchen die Mitten je eines Segments resp. der daraus abgespaltenen Secundärfäden; die Kreuzchen die Enden dieser Fäden. Man sieht aus dem Vergleich dieser Stellen in A und B (wo die Enden der Secundärfäden verschmolzen sind, siehe B 2 und 3), wie die irregulären und Tonnenformen der heterotypischen Mitose den Asteren und Metakinesen der gewöhnlichen Mitose (A) entsprechen.

(Mittheilung aus dem path.-anat. Institute an der Universität zu Budapest.)

Zur Histologie der gequetschten peripherischen Nerven.

Von

Franz Tangl, stud. med.

Hierzu Tafel XXVII.

Nicht nur die Degeneration und Regeneration gequetschter oder durchschnittener Nerven, sondern auch die Veränderungen, welche die Quetschung unmittelbar verursacht, sind noch immer nicht vollständig bekannt. Abgesehen von den feineren Structurveränderungen sind Fragen über das Verhalten dieses oder jenes Bestandtheiles der Nervenfaser gegenüber der Quetschung überhaupt noch unbefriedigend gelöst. Ich meine hier in erster Reihe das Verhalten des Axencylinders, über das bis jetzt nur Vermuthungen aufgestellt worden sind, da die histologischen Untersuchungen bisher noch immer zu einem negativen Resultate geführt haben, d. h. es ist noch nicht gelungen den durch die Quetschung veränderten Axencylinder in den der gequetschten Stelle angrenzenden Theilen aufzufinden. Neumann, der sich mit Dobbert am ausführlichsten mit der De- und Regeneration gequetschter Nerven beschäftigte, sagt[1]) über den Axencylinder: „Sicher ist, dass er gemeinsam mit dem Marke an der Stelle der Ligaturumschnürung eine vollständige Unterbrechung erleidet und dass der dieser Stelle der Faser entsprechende Abschnitt desselben nach oben und unten verdrängt wird, fraglich dagegen ob er sich hier inmitten des Markes als axiales Band erhält oder ob er sich mit diesem etwa vermischt.“ Neumann hält die letztere Vermuthung für wahrscheinlicher, da in den der Quetschungsstelle an-

1) Arch. f. mikr. Anatomie XVIII. Bd. p. 308.

grenzenden Theilen — in Osmiumpräparaten — „der centrale helle Streif" in den Nervenfasern fehlt. — Ranvier, der übrigens die Nervenquetschung nur kurz erwähnt[1]), bemerkt über die mit einer Pincette gequetschten Stelle, dass „les cylindres-axes y sont très probablement détruits, du moins il n'est pas possible de les apercevoir". Hanken[2]), der neuestens über die Veränderungen gequetschter Nerven mittheilte, gesteht auch, dass er über das Verhalten des Axencylinders nichts Bestimmtes sagen kann. Er stellt es als möglich hin, dass der Axencylinder als resistenteres Gebilde durch die Quetschung vielleicht nur „wenig lädirt" wird; er fand nämlich vom achten Tage an „von dem Schnürringe, der das centrale intacte Segment peripherisch abgrenzte, bis weit in die Quetschungsstelle hinein ein blasses Band", das er als den Axencylinder erkannte. Er kann aber die Möglichkeit nicht ausschliessen, dass dieses Band durch Auswachsen des centralen Axencylinders entstanden ist, da er bis zum sechsten Tage in den gequetschten Segmenten im Marke keine Spur des Axencylinders auffinden konnte.

Die Ursache, warum wir so wenig über das Schicksal des Axencylinders wissen, liegt, — wie es schon Neumann richtig bemerkte — wesentlich in dem Umstande, dass unsere Mittel den Axencylinder darzustellen, nicht vollkommen genug sind. Das am meisten angewendete Fixirungs- und Härtungsmittel ist die Osmiumsäure und an so hergestellten Präparaten gelingt die Färbung des Axencylinders mit den gewöhnlichen Tinctionsmitteln wie Carmin, Pikrocarmin, Eosin und anderen Anilinfarben nur unvollkommen oder gar nicht. Hanken, der mit Flemming'scher Flüssigkeit arbeitete, berichtet auch nicht über gelungene Axencylinderfärbungen. (Die Kupffer'sche Methode — Osmium-Säurefuchsinfärbung und sehr feine Längs- und Querschnitte von Nerven — wurde meines Wissens noch nicht zur Untersuchung pathologisch veränderter Nerven angewendet.) Ich will gleich an dieser Stelle erwähnen, dass ich bei meinen Untersuchungen bis jetzt auch nur nach den älteren Methoden verfuhr.

Im Folgenden will ich die Resultate mittheilen, die ich während meinen zu Anfang des vergangenen Jahres begonnenen Unter-

---

1) Ranvier: Leçons sur l'hist. d. syst. nerv. II. Bd., p. 26.

2) Hanken: Int. Monatsschr. f. Anat. u. Histol. III. Bd., 8. H., p. 265.

suchungen über Nervendegeneration und Regenerationen bezüglich des Axencylinders in gequetschten Nerven gewonnen habe und mich nur auf die Schilderung der durch die Quetschung verursachten Veränderungen desselben beschränken, da ich die De- und Regeneration gequeschter Nerven in einer späteren ausführlichen Abhandlung zu beschreiben gedenke.

Zur Quetschung, die ich nach Neumann's Angaben durch temporäre Ligatur ausführte, diente mir immer der Nervus ischiadicus des Kaninchens. Das aus dem lebenden Thiere herausgeschnittene und grossentheils nach Ranvier aufgebundene Nervenstück kam auf eine $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde in 1% Osmiumsäure, wurde dann sehr kurze Zeit in Wasser ausgewaschen, zu gröberen Bündeln zerzupft und auf einige Stunden in 2% wässerige Eosinlösung gelegt, in schwacher Alaunlösung rasch ausgewaschen, und in Alaunglycerin untersucht [1]). Einen anderen Theil meiner Präparate stellte ich aus, in Kalibichromat resp. in Müller'scher Flüssigkeit gehärteten Nervenstücken her, die ich dann mit 1% wässeriger Nigrosin- oder alcoh-wässriger Fuchsinlösung färbte. Diese Präparate leisteten mir sehr gute Dienste, da bei diesen die störende Markfärbung — wie an Osmiumpräparaten — wegfällt. Es ist mir auch aus eigener Erfahrung wohl bekannt, dass man mit dieser Methode über die feineren Strukturveränderungen des Axencylinders, der Nervenfaser überhaupt — die vielleicht erst mit der Kupffer'schen Methode zu ermitteln wären — keine Aufschlüsse erhalten kann, der störenden Kunstproducte wegen.

An wohl gelungenen Präparaten sieht man nun 1) dass bei starker Quetschung in der grösseren Zahl der Nervenfasern an der gequetschten Stelle der Axencylinder vollständig fehlt, während in den angrenzenden, mit einer granulirten in Osmiumpräparaten beinahe schwarzen Markmasse gefüllten Theilen inmitten dieser Masse ein rosarothes, die verschiedensten und bizarresten Windungen und Schlängelungen zeigendes, wohl differenzirtes und sich in den Axencylinder des unversehrten Theiles fortsetzendes Band ist, das also nichts anderes als der von der gequetschten Stelle hinweggedrängte Axencylinder sein kann. (Fig. 1, 2 und 5 Ax.) Oft gelingt es, diesen Axencylinder in der ihn umgebenden Mark-

---

1) Die differenzirte Färbung stellt sich oft erst in einigen Tagen ein, worauf schon Renant aufmerksam machte.

masse weiter gegen die Ligaturstelle zu, wo er dann manchmal ein wenig zugespitzt endigt, zu verfolgen (Fig. 1). Den von der Ligaturstelle hinweggedrängten Axencylinder findet man öfters erst weiter peripher resp. centralwärts von jener Stelle (Fig. 5); in diesen Fasern ist der Axencylinder entweder durch Markmasse weiter geschoben worden, wie dies Bichromatpräparate zeigen, oder er ist in Osmiumpräparaten nur durch die zu dunkle Färbung jener Markmasse verdeckt. Die Windungen des Axencylinders sind oft so enge zusammengedrückt, dass man die einzelnen Touren nicht recht unterscheiden kann.

2) In einigen Fasern auch stark gequetschter Nerven ist aber der Axencylinder an der Ligaturstelle ununterbrochen, er ist nur zu einem dünneren Bande zusammengedrückt und setzt sich nach oben und unten in den unversehrt gebliebenen Axencylinder fort (Fig. 6), während die Markscheide von der gequetschten Stelle vollständig hinweggedrängt worden ist. In nicht sehr stark umschnürten Nerven ist die Zahl der Fasern mit nicht entzwei gerissenen Axencylindern dem entsprechend grösser. Der nicht entzwei gerissene Axencylinder erscheint oft als ein beinahe straff ausgespanntes Band zwischen den wellig verlaufenden Bindegewebsfasern und Falten des Neurilemms. Alles das ist an Bichromatpräparaten prägnanter zu sehen als an Osmium-Eosinpräparaten, da an letzteren das ebenfalls roth gefärbte Neurilemm und die Bindegewebsfasern das sichere Erkennen des Axencylinders öfters beeinträchtigen.

Das bisher Gesagte bezieht sich nur auf den Axencylinder unmittelbar nach der Quetschung. Aehnliche Verhältnisse fand ich aber auch am 3. 4. und 6. Tage nach der Quetschung. Fig. 4 stellt eine Nervenfaser aus dem centralen Theile eines vor 6 Tagen gequetschten Nerven dar; der Axencylinder hat sich bis ganz an die Ligaturstelle (l) heran erhalten. Auch gibt es Fasern, in denen der Axencylinder an der Ligaturstelle nicht entzwei gerissen ist (Fig. 3), in denen er also wahrscheinlich an jener Stelle gar nicht degenerirt, sondern sich zu einer neuen Faser einfach restaurirt. Ja, ich fand einige Fasern, in welchen der an der gequetschten Stelle nicht entzwei gerissene Axencylinder, am 6. Tage noch, eine Strecke weit in den peripheren Theil zu verfolgen war, wo er dann einigemal in einem verschlungenen Knäuel endigte — wie es Fig. 7 am 4. Tage nach der Quetschung zeigt — oder

sein Ende nicht recht distinkt zu sehen war. Weiter gegen die Peripherie zu fanden sich nur mehr zerfallene Axencylinderstücke.

Aus all diesem geht also hervor, dass 1) der Axencylinder bei starker Quetschung in der Mehrzahl der Fasern an der Ligaturstelle entzweigerissen wird und seine central- und peripherwärts hinweggedrängten Stücke sich in den angrenzenden Fasertheilen — der Vermuthung Neumann's [1]) entgegen — mit der Markmasse nicht vermischen, sondern sich in dieser als „wohldifferencirtes Band“ erhalten, 2) dass der Axencylinder in einigen, bei schwacher Quetschung in mehreren Fasern an der Ligaturstelle nur zusammengedrückt aber nicht entzweigerissen wird.

Das beschriebene Verhalten des Axencylinders der Quetschung gegenüber ist mir nur so erklärlich, wenn derselbe ein viel resistenteres und consistenteres Gebilde ist als die Markscheide. Letztere wird durch die Ligatur gleich einer vielleicht zähflüssigen Masse nach beiden Seiten leicht hinweggedrängt und vermengt sich so mit dem Marke der angrenzenden Theile zu einer granulirten, mit Osmium sich schwarzfärbenden Masse. Ich sehe hingegen in dem Verhalten des Axencylinders einen directen Beweis dafür, dass derselbe ein consitenterer, also nicht flüssiger, sondern mindestens festweicher und vielleicht auch elastischer Bestandtheil der Nervenfaser ist. Deshalb wird er durch die Ligatur erst dünner zusammengedrückt und wenn er dann entzwei reisst, in die angrenzenden Theile theils durch den Druck der Ligatur geschoben, theils zieht er sich vielleicht durch seine eigene Elasticität zurück. Jedenfalls wird es noch weiter untersucht werden müssen, inwiefern die grössere Resistenz des Axencylinders durch eine — nunmehr von Jacobi [2]) erwiesene — Scheide bedingt ist, und wie die Axencylinderfibrillen und die interfibrilläre Substanz bei der Quetschung sich verhalten. Dass der Axencylinder in einem gewissen Grade elastisch ist, glaube ich aus den knäuelförmigen Aufrollungen des Axencylinderendes folgern zu können, die auch dann zu Stande kommen können, wenn der Axencylinder bei der Quetschung nicht durchreissen würde, sondern wie Fig. 7 am 4. Tage nach der Quetschung zeigt, erst weiter im peripheren Theile, durch die Degeneration entzwei reisst, wo

1) Neumann, l. c.

2) Jacobi, l. c.

also der Druck durch die Ligatur keine Rolle spielen kann. — Ich muss also unbedingt mit Kölliker [1]) und Jacobi [2]) einen festweichen Aggregatszustand des Axencylinders annehmen.

Schliesslich will ich noch erwähnen, dass ich bei meinen bisherigen Untersuchungen, die De- und Regenerationsveränderungen gequetschter und durchschnittener, ja selbst schwächer und stärker gequetschter Nerven, durchaus nicht ganz übereinstimmend, in einigen Punkten sogar ziemlich verschieden gefunden habe, so dass ich mich veranlasst sah, die Veränderungen nach den verschiedenen Traumen gesondert zu studiren. Jedenfalls scheint der Umstand, dass in gequetschten Nerven in einer Anzahl von Fasern der Axencylinder nicht durchrissen wird, eine wichtige Rolle zu spielen. Sobald meine diesbezüglichen Untersuchungen zu Ende geführt sein werden, hoffe ich darüber ausführlich berichten zu können.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXVII.

Fig. 1—5 sind Nervenfasern aus Osmium-Eosin-, Fig. 6 und 7 solche aus Kalibichromat-Fuchsinpräparaten.

Fig. 1, 2 und 5. Nervenfasern unmittelbar nach der Quetschung. Der Axencylinder (Ax) ist an der Ligaturstelle (l) entzwei gerissen, wurde verdrängt und ist in der angrenzenden Markmasse zu sehen. Ax' in Fig. 5 ein Stück des sonst von dem Marke verdeckten Axencylinders.

Fig. 3. Nervenfaser am vierten Tage nach der Quetschung. Der Axencylinder Ax ist an der Ligaturstelle (l) nicht entzwei gerissen und ist deutlich von dem Neurilemm (n) umgeben.

Fig. 4. Nervenfaser aus dem centr. Theile eines vor 6 Tagen gequetschten Nerven. Der Axencylinder (Ax) hat sich bis an die Ligaturstelle heran erhalten.

---

1) Jacobi: Zum feineren Bau der periph. markhaltigen Nervenfaser. Würzburg 1886.

2) Kölliker: Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 43, H. 1, 1885.

Fig. 6. Nervenfaser unmittelbar nach der Quetschung, mit an der Ligaturstelle (l) nicht entzwei gerissenem Axencylinder (Ax). bf Bindegewebsfasern.

Fig. 7. Nervenfaser aus einem vor 4 Tagen gequetschten Nerven. Der Axencylinder (Ax) wurde durch die Ligatur nicht entzwei gerissen und endigt im Anfange des periph. Theiles (p) zu einem Knäuel verschlungen. Ax' degen. Axencylinderstücke im periph. Theile. — c centr. Theil der gequetschten Faser.

Ueber die grüne Drüse des Flusskrebses.

Von

Dr. **Bernhard Rawitz** in Berlin.

Hierzu Tafel XXVIII und XXIX.

Neuwyler[1]) war es zuerst, der im Jahre 1841 die bis dahin allgemein giltige Ansicht widerlegte, dass die grüne Drüse des Flusskrebses ein Theil des Gehörorganes sei. Nach ihm besteht das Gebilde aus einem einzigen, darmähnlich gewundenen Schlauche, der zahlreiche Zöttchen und Bläschen hat, welche dem Lumen zugekehrt sind. Die auf der Drüse aufliegende Blase wird von zwei äusserst zarten, durchsichtigen Häutchen gebildet, die nicht sehr fest aneinander adhäriren, sondern sich vielmehr ziemlich leicht trennen lassen.

Nach ihm haben Milne-Edwards[2]) und Häckel[3]) das fragliche Organ als Exkretionsorgan angesprochen. Letzterer gibt an, dass sowohl das Lumen der Drüse, wie das der Blase von einer homogenen Chitincuticula bekleidet sei.

Leydig[4]) liefert in seiner Histologie §. 427 eine genauere Beschreibung der histologischen Beschaffenheit nicht, sondern beschränkt sich auf die Reproduktion der Ansichten Anderer, wonach die grüne Drüse „aus einem vielfach in einander geknäuelten Kanal mit Tunica propria, körnigen Inhaltszellen und deutlich

1) Neuwyler: Anatomische Untersuchungen über den Flusskrebs. Verhandlungen der schweizerischen naturforschenden Gesellschaft. 1841. Zürich.

2) Milne-Edwards: Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. (War mir leider nicht zugänglich.)

3) Häckel: Ueber die Gewebe des Flusskrebses. Müller's Archiv. 1857.

4) Leydig: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M. 1857.

bleibendem Lumen bestehen soll" (p. 466 l. c.). Dagegen wendet er sich in längerer Ausführung gegen die Deutung des Gebildes als Niere und führt eine grosse Zahl von Gründen an, welche ihm eine Analogie desselben mit den Schalendrüsen der Phyllopoden, Daphnoiden, Cyclopiden u. s. w. wahrscheinlich machen.

Lemoine[1]) giebt eine sehr genaue Schilderung der makroskopisch erkennbaren Verhältnisse unseres Organes. Dasselbe besteht nach ihm aus einer äusseren oder grünen und inneren oder markähnlichen (weissen) Substanz. Seine histologischen Angaben sind werthlos.

Huxley[2]), in seinem Buche „Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere", lässt die grüne Drüse von Astacus fluviatilis, gleich Lemoine, aus zwei Substanzen zusammengesetzt sein: einer centralen und einer corticalen. „Die letztere besteht aus kleinen Blindsäckchen, die mit einem homogenen, gallertigen, viele grosse Kerne enthaltenden Stoffe erfüllt sind; die erstere wird in allen Richtungen von weiten Kanälen durchzogen, so dass sie ein schwammiges Aussehen hat. Die Blindsäckchen münden in die äussersten Verzweigungen der Kanäle und die schwammige, lungenartige Textur der centralen Masse scheint nur von den sehr reichlichen Anastomosen ihrer grösseren Aeste herzurühren, welche schliesslich in den mit der Blase in Verbindung stehenden Ringkanal münden."

Die Drüse ist von derselben Natur, wie die Schalendrüse der Entomostraken.

Die anatomischen Verhältnisse der Blase anlangend giebt Huxley an, dass ein Nerv, der dicht neben dem Antennennerven aus dem Gehirn kommt, an den Hals derselben trete und sich an ihrer Oberfläche zwischen der inneren und äusseren Haut verbreite, aus denen die Blase bestehe. Diese selber hänge direkt nur an zwei Punkten mit der grünen Masse zusammen: a) durch einen Gefässstrang, welcher zum centralen und gewöhnlich mehr gelben Theil der Drüse trete und b) durch eine kurze, halsartige Fort-

---

1) Lemoine: Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux, musculaire et glandulaire de l'écrevisse. Troisième partie. Annales des sciences naturelles; cinquième série. Zoologie. X. 1868.

2) Huxley: Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Autorisirte deutsche Ausgabe von Dr. J. W. Spengel. Leipzig 1878. p. 295—296.

setzung des Sackes selbst, der sich an einer kleinen, kreisförmigen Stelle in der Mitte zwischen Mittelpunkt und Umfang der Drüse ansetze und in den ringförmigen Hauptausführungsgang münde.

In seiner vortrefflichen Monographie „der Flusskrebs" giebt Huxley histologische Daten über das uns beschäftigende Gebilde nicht, sondern vervollständigt nur in einigen nebensächlichen Punkten seine oben citirten Ausführungen.

Der erste Forscher, der eine genauere histologische Analyse liefert, ist Wassiliew[1]). Die sogenannte Niere des Flusskrebses besteht nach ihm aus drei Theilen. „1) Aus einem mehr oder weniger dreieckigen, gelbbraunen Läppchen, welches an der oberen Fläche der Drüse liegt. 2) Aus einer grösseren, kuchenförmigen Abtheilung, welche den unteren und die lateralen Theile der Drüse bildet und unmittelbar mit dem erwähnten Läppchen zusammenhängt. 3) Aus einer weissen, langen, gewundenen Röhre, welche in die Harnblase mündet" (p. 218). Auf Schnitten zeigt sich, dass alle drei röhrenförmige Gebilde sind, deren Höhlungen mit einander communiciren. Das gelbbraune Läppchen bildet eine breite, abgeplattete Röhre, hat in seiner spitzen Hälfte einen schwammigen, netzförmigen Bau; der andere Theil zeigt sehr zahlreiche, blättchenförmige Fortsätze, die sich von der unteren Wand der abgeplatteten Röhre erheben.

Der grüne Theil der Drüse stellt eine noch breitere, abgeplattete Röhre dar, deren Höhlung deutlich hervortritt. Die Wände haben sehr zahlreiche, kleine, sackförmige Ausstülpungen, wodurch die Fläche ein höckriges Aussehen erhält.

Als unmittelbare Fortsetzung des grünen Theiles ist der weisse Theil zu betrachten, der einen ungleichartigen Bau erkennen lässt. Man kann zunächst einen langen, verhältnissmässig sehr eng gewundenen, durchsichtigen Abschnitt unterscheiden, wo die innere Fläche der Röhre glatt ist. Derselbe findet sich am Uebergang in den grünen Theil. Im zweiten, grösseren und breiteren Abschnitte finden sich in der Höhlung theils einfache warzenförmige, theils zusammengesetzte dendritische Verlängerungen der gewundenen Röhre, oder endlich die Röhrentheile haben einen schwammigen Bau.

---

1) Wassiliew: Ueber die Niere des Flusskrebses. Zoolog. Anzeiger. I. Jahrg. Nr. 10.

Das Epithel des weissen Theiles ist überall einschichtig, die Kernzellen sind mehr oder weniger kubisch und besitzen ein Protoplasma, das in feinkörniger Grundsubstanz mehr oder weniger homogene Fasern zeigt (200—300 in einer Zelle). Die Epithelzellen sitzen auf feiner, strukturloser Tunica propria auf und entbehren der Cuticula.

Die Epithelien des grünen Theils sind von verhältnissmässig bedeutender Grösse. Die Grundsubstanz ihres Protoplasma hängt mit einem eigenthümlichen Netze von Pseudopodien zusammen, „welches Netz in der Höhlung der sackförmigen Ausbuchtungen der grünen Abtheilung enthalten ist“ (p. 219).

„In der durchsichtigen glatten Abtheilung der Drüsenröhre sind die Epithelzellen 2—3 mal kleiner und nähern sich der Form nach mehr einem Plattenepithel“ (p. 220). In dem Abschnitte der weissen Röhre, dessen Höhlung verschiedene innere Auswüchse zeigt, finden sich oft an der Innenfläche der Epithelzellen lange und breite Fortsätze, welche aus feinkörnigem Protoplasma bestehen; die Fasern finden sich nur im basalen Theile der Zellen. Im gelbbraunen Theile sind die Epithelzellen scharf von einander abgegrenzt und an ihrer Innenfläche konvex.

Die Exkretionsprodukte sollen in Form von gelblichen, ziemlich stark lichtbrechenden Tropfen an der Innenfläche der grünen und weissen Abtheilung erscheinen, im gelbbraunen Läppchen aber nicht vorkommen.

Wassiliew giebt dann noch einige andere, vom histologischen Standpunkte aus uns hier nicht weiter interessirende Daten über Innervation und Vascularisation und stellt schliesslich noch einen, wie Grobben mit Recht meint, verfehlten, weil auf übereilter Homologisirung beruhenden Stammbaum der Niere der Crustaceen auf.

Der letzte Forscher, der sich mit der grünen Drüse von Astacus beschäftigt hat, ist Grobben[1]). Er unterscheidet an ihr, wie an den Antennendrüsen der Kruster überhaupt, das Endsäckchen und das Harnkanälchen. „Das erstere ist rundlich, von gelbbrauner Farbe und liegt dorsalwärts in der Mitte der laibförmigen Drüse. Es führt in ein schmales, mit Ausstülpungen

---

1) Grobben: Die Antennendrüsen der Crustaceen. Arbeiten aus dem zoologischen Institut der Universität Wien. Bd. III, Heft 1.

versehenes Kanälchen, welches sich aufknäuelnd die hellgrüne Schale bildet, in welcher das Endsäckchen ruht. Dieses Harnkanälchen erweitert sich dann zu einem weiten Kanal von blassgraugrüner Farbe, welcher gleichfalls Ausstülpungen besitzt und zwischen dem Endsäckchen und dem grünen Theil des Harnkanälchens aufgewunden liegt. Schliesslich tritt derselbe an der Hinterseite des Endsäckchens aus der Drüsenmasse hervor und erweitert sich zu einer Harnblase, welche die Drüse dorsalwärts fast ganz, in gefülltem Zustande ganz bedeckt. Sich wieder verschmälernd wendet er sich ventralwärts gegen den kurzen Kegel der zweiten Antenne, an dessen Spitze die Ausmündung erfolgt. Den Endabschnitt des ausführenden Kanals im Kegel bildet ein kurzer, mit einer Chitincuticula überzogener Endgang."

Das Epithel des Endsäckchens ist ein hohes, cylindrisches, auf bindegewebiger Grundmembran aufsitzendes. Die Zellen desselben sind gegen das Lumen zu vorgewölbt, oft steil, so dass ziemlich tiefe Spalten zwischen die Zellen hinabgehen. Das Protoplasma ist grobkörnig und in ihm finden sich eingelagert zahlreiche, unregelmässig geformte Körper von gelbbrauner Farbe. Die Kerne sind oval und haben zahlreiche Kernkörperchen. Zwischen den Ausstülpungen sind in grosser Menge Blutkapillaren vorhanden. Der hellgrüne Abschnitt hat ein kubisches oder cylindrisches Epithel, dessen Protoplasma eine Anordnung in Stränge zeigt. Die Farbe wird bedingt durch hellgrüne Tropfen, welche dem Zellleibe eingelagert sind. Die Zellkerne sind gross und oval und enthalten zahlreiche Kernkörperchen. Mit Häckel sieht er hier, gegen Wassiliew, eine dicke Cuticula an den Zellen; dieselbe hat dichtere und minder dichte Stellen in regelmässigem Wechsel und sieht im optischen Schnitt wie aus Stäbchen zusammengesetzt aus, die indessen mit Wassiliew's „Pseudopodien", welche Grobben für Kunstprodukte erklärt, nichts gemein haben.

In der weiten, blassen Abtheilung ist die Epithelauskleidung im wesentlichen dieselbe; die Stränge in den Zellen sind deutlicher, derber; hier fehlt die Cuticula. Das Zellprotoplasma ist gegen das Lumen hin feinkörnig, die Stränge reichen nicht bis an die Oberfläche, sondern nur bis in einige Entfernung davon.

Hieran schliessen sich Auseinandersetzungen über die physio-

logische Funktion der einzelnen Theile der Drüse, auf die später näher eingegangen werden soll.

Aus diesem kurzen Referate der bisher in der Literatur niedergelegten Ansichten vom Bau der grünen Drüse ist ersichtlich, dass dieselben in vielen und nicht unwesentlichen Punkten auseinandergehen, und zwar derart, dass oft die eine Ansicht die andere vollständig ausschliesst. Es schien mir daher wünschenswerth, durch nochmalige Untersuchung die Angaben der verschiedenen Autoren auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen, um so zu einer, wenn auch nicht abschliessenden, so doch wenigstens erweiterten Kenntniss vom Baue dieses, seiner Funktion nach noch so wenig gekannten Organes zu gelangen.

Die grüne Drüse vom Flusskrebs hat, wie Huxley treffend sagt, die Gestalt einer Malvenfrucht und besteht aus drei Substanzen, die hinsichtlich ihrer Farbe und ihres inneren Baues scharf von einander geschieden sind und daher auch getrennt von einander geschildert werden müssen. Ich unterscheide 1) die grüne, 2) die weisse und 3) die gelbbraune Substanz. Die erstere bildet eine Art von Schale, in der die beiden anderen ruhen, findet sich demgemäss ventralwärts in stärkster Ausbildung vor, während sie auf der oberen, dorsalen Seite nur einen schmalen Saum um die weisse und gelbbraune Substanz darstellt. Die weisse Substanz ist die mächtigste, liegt ganz auf der grünen auf und steht allein mit der Blase in Verbindung. Die gelbbraune Substanz ist von abgerundet konischer Form, liegt auf und in der weissen, so dass sie von der dorsalen Fläche bis etwa zu zwei Drittel des Dickendurchmessers sich ventralwärts erstreckt, ein Viertel des transversalen und die Hälfte des oral-aboralen Durchmessers der weissen Masse einnimmt. Sie hängt weder makroskopisch noch mikroskopisch mit dem grünen Bestandtheil zusammen, wie ich in entschiedenem Gegensatze zu Wassiliew (siehe oben) behaupten muss, der hier in einen mir nicht erklärlichen Irrthum gefallen ist.

Die gelbbraune Substanz wird von Wassiliew „gelbbraunes Läppchen“ und von Grobben „Endsäckchen“ genannt. „Läppchen“ kann man einen Organtheil nur dann nennen, wenn derselbe frei beweglich und von der Hauptmasse des Organes getrennt ist, mit derselben bloss durch einen mehr oder weniger breiten Sub-

stanzstiel oder eine mehr oder weniger breite Substanzbrücke zusammenhängend. „Endsäckchen“ kann man ein Gebilde nur nennen, wenn es das Charakteristikum eines Sackes darbietet, nämlich eine, eine Höhlung umschliessende, ein- oder mehrfache Haut. Makroskopische und mikroskopische Beschaffenheit der gelbbraunen Substanz zeigt nun weder nach der einen, noch nach der anderen Richtung einen derartigen Habitus und so sind die Bezeichnungen, welche die genannten beiden Autoren, offenbar nur phylogenetischen Verhältnissen zu Liebe, gewählt haben, als verfehlt, weil mit dem Wortsinn in Widerspruch stehend, zu betrachten und die von mir angewandte dürfte daher vorzuziehen sein.

Die grüne Substanz.

Die Zellen der grünen Substanz, wie sie sich isolirt an frischen Zupfpräparaten darstellen, zeigen meistens ein homogenes Aussehen (Fig. 2 c, d, e). Sie sind äusserst zart contourirt, haben in der Mitte einen hellen, kreisrunden, scharf umgrenzten Fleck, den Kern, und fast stets ein mehr oder weniger grosses, hellgrünes Farbstoffkügelchen (Fig. 2 c). Manchmal kann man einen konischen Fortsatz erkennen (Fig. 2 d), der dann stets ein Zeichen der beginnenden Quellung ist, die in allen Reagentien, mit Ausnahme der Oxalsäure und der Essigsäure, sehr bald einzutreten pflegt. Nicht gar so selten findet man um den Kern herum einen concentrischen Ring verdichteter protoplasmatischer Substanz, der indessen mit beginnender Quellung schwindet. Eine nicht eben häufige Zellform ist die in Fig. 2 bei f abgebildete. Sie ist ebenso gross, wie die übrigen, ebenso zart contourirt, unterscheidet sich aber dadurch von den anderen, dass in der homogenen Grundsubstanz ausserordentlich zahlreiche, stark lichtbrechende, glänzende Tröpfchen sich finden von verschiedener Grösse. Dieselben scheinen an einem Pole der Zelle zu grösseren Tropfen zu confluiren und dann dieselbe, wie dies in der Figur bei x angedeutet ist, durch die überaus zarte Membran hindurch zu verlassen. Vergleicht man diese austretenden Tropfen mit denjenigen tropfenartigen Gebilden, die man in der weissen Substanz antrifft (Fig. 21 a) und die später noch beschrieben werden sollen — Gebilde, die als Sekretionsprodukte anzusprechen sind —, so wird man eine grosse Aehnlichkeit konstatiren müssen. Hier wie dort der starke Glanz, der

darum charakteristisch ist, weil alle übrigen Bestandtheile eines solchen entbehren. Und so bin ich geneigt, die bei f Fig. 2 abgebildete Zelle als eine Zelle aufzufassen, die in sekretorischer Thätigkeit begriffen war. Es würden diese Tropfen dann in Sekret umgewandeltes Zellprotoplasma sein.

Die Zellen zeigen im allgemeinen eine grosse Vulnerabilität, so dass das mikroskopische Bild an frischen, wie an Macerationsisolationen durch die freien Kerne beherrscht wird. Dieselben sind kreisrund oder ovoid und dadurch vor allen mir bisher bekannt gewordenen Zellkernen ausgezeichnet, dass ihr stets scharfer Contour mit dunklen, wie Varikositäten erscheinenden Punkten in rosenkranzförmiger Anordnung besetzt ist (Fig. 1, 2 a, 4 etc.), eine Eigenschaft, welche dieselben auch bei Conservirung der Drüse mittelst des Flemming'schen Chrom-Osmium-Essigsäure-Gemisches beibehalten (Fig. 26). Das Innere des Kernes ist stets wasserhell und zeigt, schon in frischem Zustande (Fig. 2 a), noch besser aber nach Zusatz verdünnter Essigsäure oder nach Maceration in concentrirter Oxalsäure (Fig. 1, 3, 4, 5, 6) zahlreiche dunkle, kreisförmige Granula, unter denen sich in allen Fällen 2, manchmal auch 3 durch ihre bedeutendere Grösse, ihre schärfere Begrenzung und ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen auszeichnen und so sich als die Kernkörperchen der Autoren dokumentiren. Die Kerne sind stets gross, sowohl absolut, als im Verhältniss zur Zelle; man findet Kerne von 12,6 μ, 14,4 μ—22,0 μ bei einer bezüglichen Zellgrösse von 16,2 μ, 21,6 μ—25,3 μ.

Die Vulnerabilität der Zellen ist begründet in der äusserst zarten Zellmembran, die nur der verdünnten Essigsäure Widerstand leistet, durch alle anderen, macerirenden Reagentien aber vernichtet oder undeutlich gemacht wird. Man erkennt ihr Vorhandensein an Essigsäurepräparaten daran, dass entweder (Fig. 3 a) der Zellinhalt sich von ihr retrahirt und um den Kern concentrisch gelagert hat und dabei dunkel und „granulirt“ geworden ist, zwischen sich und dem äusseren Contour einen hellen, mehr oder weniger breiten Raum lassend, oder dass (Fig. 3 b) der äussere Zellcontour schärfere Ausprägung gewonnen hat bei gleichzeitiger Trübung des ganzen Zellleibes.

Huxley (siehe oben) giebt an, dass die corticale i. e. grüne Substanz „aus kleinen Blindsäckchen“ bestehen soll. Wie Schnittpräparate mich lehren, ist diese wie auch sehr viele der übrigen

histologischen Angaben dieses hervorragenden Morphologen betreffs der grünen Drüse irrig. In Isolationspräparaten allerdings, namentlich Essigsäurepräparaten, erhält man zuweilen blindsackähnliche Substanztheile; es sind das indessen solche Theile, wo der Schlauch, der die grüne Drüse bildet, einen steilen Bogen macht, der von der isolirenden Nadel abgerissen ist. In diesen Schlauchstücken sieht man zunächst, dass die grüne Farbe der Drüse, wie dies Grobben schon angiebt, herrührt von zahlreichen kreisrunden Tropfen von verschiedenem Umfange, die, wenn sie gross sind, dunkelgrün, wenn sie klein sind, hellgrün erscheinen, immer aber mit einem leichten Stich in's Gelbliche. Sie sind nur im Zellleibe zu treffen. Ein einziges Mal fand ich drei Zellen, genau so aneinander gelagert, wie ich dies in Fig. 4 a naturgetreu wiedergegeben, in denen der Kern eine grüne Färbung hatte, die nicht etwa durch eingelagerte Farbstoffpartikel bedingt war, sondern den ganzen Kern mit all seinem Inhalte betraf. Es war mir dieses Phänomen um so unverständlicher, als das Präparat durch Oxalsäuremaceration gewonnen war und dieses Reagens gewöhnlich den Farbstoff vernichtet, der sonst gegen alle von mir angewandten chemischen Mittel ungemein resistent ist und nur der Chromsäure, ihren Salzen und den histologischen Tinktionen erliegt.

Die grünen Tropfen sind ganz regellos in den Zellen eines isolirten Schlauchstückes verstreut. Meistens sind mehrere in einer Zelle vorhanden, grosse und kleine, manchmal hinwiederum findet man hie und da eine Zelle, die keinen Farbstoff enthält. Dabei kehren sich die Tropfen nicht an die Zellgrenzen, die durch Essigsäure deutlich gemacht wurden, sondern liegen auf oder vielmehr in den Grenzcontouren, wie dies Fig. 1 an vielen Stellen wiedergibt.

Durch die Essigsäure hat eine Trübung des Zellinhaltes stattgefunden, die sich durch bald dicht-, bald weitstehende, scharf contourirte, sehr kleine Tröpfchen dokumentirt, wodurch der Zellleib ein sogenanntes granulirtes Aussehen erhält (Fig. 1). Auch die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen sind deutlicher geworden und letztere erscheinen hier als unregelmässig- und ungleichförmig-polygonale Gebilde.

In denjenigen Zellen, die am äusseren Contour des Schlauchstückes liegen, wo also die Wirkung der verdünnten Essigsäure am intensivsten sein muss, sieht man eine zarte Riffelung der

äussersten Protoplasmaschicht, die durch sehr feine und kurze, parallel zu einander verlaufende Linien bewirkt wird und die Andeutung einer inneren Strucktur der Zelle ist, welche sich mir am deutlichsten nach 1—3 tägiger Maceration der ganzen Drüse in gesättigter Oxalsäurelösung dargestellt hat.

Von solcherweise behandelten Organen angefertigte Zupfpräparate zeigen nur wenige gequollene freie (Fig. 4 c) oder geschrumpfte und dann von einem undeutlichen Zellrest umgebene Kerne (Fig. 4 e), oder Zellen, deren Inhalt ein eigenartiges, durch die Zeichnung (Fig. 4 a) nicht wiedergegebenes, zernagtes Aussehen angenommen hat.

Die meisten freien Kerne haben ihren normalen Habitus behalten; fast allen aber haftet ein Rest der Zellsubstanz an, der ein eigenthümliches, bemerkenswerthes Aussehen erlangt hat (Fig. 4 d). Das Protoplasma ist nämlich in lauter zarte Stränge zerfallen, die pallisadenartig dem Kerncontour oder richtiger der Kernmembran (denn eine solche ist unzweifelhaft vorhanden) aufsitzen, an ihrer Basis verschmolzen sind oder weniger stark divergiren. Zuweilen trifft man solche Pallisaden ganz isolirt (Fig. 4 f), wo man dann in jedem einzelnen Strange bei genauerem Zusehen einen dunklen Axenfaden erkennen kann. Dieser strangförmige Zerfall geht durch den ganzen Zellleib (Fig. 4 g), was am deutlichsten wird, wenn man mehrere Zellen in continuo isolirt hat (Fig. 5 und 7), wo dann zuweilen an dem centralen, d. h. dem Lumen zugekehrten Ende die Stränge wie gestückelt aussehen (Fig. 7). An Schlauchtheilen, die man im optischen Längsschnitte zu beobachten Gelegenheit hat, sieht man die einzelnen Stränge nach dem Lumen zu konvergiren und, wie das vorhin bei den freien Kernen erwähnt wurde, nach der Peripherie zu divergiren. Manchmal ist aber die Anordnung eine andere; dann nämlich sind die Stränge in schmaler Schicht um den Kern concentrisch gelagert, sonst aber wirr durcheinander geflochten, wie dies Fig. 6 wiedergibt. Auch an Schnittpräparaten, die von gut fixirten Drüsen angefertigt wurden, ist noch theilweise eine strangförmige Anordnung des Protoplasma zu erkennen; so in deutlicher Ausprägung, wenn auch nur sporadisch vorhanden, bei x (und der gegenüberliegenden Stelle in der kernlosen Zelle) der Fig. 25, so allgemein, aber undeutlich in dem Drüsenabschnitt der Fig. 26.

Ersteres Bild wurde von einem mit Pikrokamin, letzteres von

einem mit Safranin gefärbten Schnitte eines mit Flemming'scher Lösung behandelten Organes gewonnen. Da, wo die grüne Substanz übergeht in die weisse, nehmen die Zellen schon in Isolationspräparaten einen von dem bisher geschilderten verschiedenen Charakter an. Sie sind bedeutend kleiner, ihr Protoplasma ist homogen, aber weniger durchsichtig, zeigt nie strangförmigen Zerfall; ihre Begrenzung ist eine polygonale (Fig. 8 a), die in der bekannten Müller'schen Lösung durch Quellung einer viereckigen Platz macht (Fig. 8 b). Farbtropfen kommen in ihnen niemals vor.

Wassiliew (l. c.) gibt, wie schon oben erwähnt wurde, an, dass die Grundsubstanz der Epithelien der grünen Substanz mit einem eigenthümlichen Netze von „Pseudopodien" zusammenhängen soll. Aus des Autors wenig durchsichtigen Ausführungen, die leider auch nicht durch Abbildungen illustrirt sind, ist mir nicht mit Klarheit hervorgegangen, was er gesehen, resp. was er sich unter den „Pseudopodien" gedacht hat. Es scheint kaum wahrscheinlich, dass ihm der strangförmige Zerfall der Zellsubstanz vollständig entgangen sein sollte, und vielleicht ist der Ausdruck „Pseudopodien" hierfür gebraucht worden. Ich bin daher auch nicht in der Lage zu wissen, ob Grobben's Meinung, diese „Pseudopodien" seien Kunstprodukte, also nicht der optische Ausdruck einer inneren Struktur der Zelle, berechtigt ist, und zwar dies um so weniger, weil Wassiliew sich über die von ihm angewandten Methoden vollständig ausschweigt. Grobben (l. c.) hat die strangförmige Anordnung resp. den strangförmigen Zerfall des Zellprotoplasma schon gesehen und genauer beschrieben; seine bezüglichen Abbildungen sind indessen, wie mir scheinen will, etwas schematisch gehalten.

Grobben hebt mit Recht eine Eigenschaft der Zellen der grünen Substanz hervor, deren ich schon zu wiederholten Malen gedacht habe: das ist ihre Quellungsfähigkeit. Er sagt (l. c. p. 10. 11): „So findet man die Kerne an Schnitten in Alcohol gehärteter grüner Drüsen fast immer aus den Zellleibern in das Kanallumen hinausgerückt." Man findet in der That, wie es Grobben angibt und wie dies meine Fig. 24 mit Evidenz zeigt, vielfach den Kern an das Lumen-Ende der Zelle gerückt. Er hat dadurch das Protoplasma vorgewölbt, das ihn nun nur als schmaler, äusserst zarter Saum umgibt. Niemals aber findet ein Austritt der Kerne in das Lumen des Schlauches statt, wie Grobben angiebt; es

ist das wohl nur auf mangelhafte, der Alcoholhärtung voraufgehende Fixirung zurückzuführen. Durch dieses Hervorquellen des Kernes, das übrigens, wie ich gleich hier bemerken will, nur an den Zellen der grünen, niemals an denen der weissen und gelbbraunen Substanz sich findet (im strikten Gegensatze zu Grobben's Angabe) hat das Lumen ein nicht natürliches, aber höchst charakteristisches, hügeliges Aussehen erlangt. Hierbei zeigt sich auch mit aller nur wünschenswerthen Klarheit, dass eine Cuticula an den Zellen in der grünen Substanz nicht einmal nur angedeutet vorhanden ist, wie ich dies im Gegensatze zu Häckel und Grobben mit Wassiliew behaupten muss. Und ebenso wenig, auch dies will ich gleich hier anführen, haben die Epithelien der weissen und der gelbbraunen Substanz eine Cuticula.

Die Zellen der grünen Substanz, deren Contouren bei Sublimatfixirung unsichtbar sind, bei Anwendung von Flemming'scher Lösung aber erhalten bleiben (cfr. Fig. 24 mit 25 und 26), sitzen auf einer feinen, zarten, kernführenden Tunica propria auf. Man erkennt dies auf's Deutlichste an Schnitten, in denen durch den Zug des Rasirmessers ein Theil des Epithels von der Grundmembran abgehoben ist, wie in Fig. 24 bei x.

Das Lumen der einzelnen Schlauchtheile der grünen Substanz ist entweder leer oder durch ein eigenthümliches Maschenwerk ausgefüllt. Letzteres besteht entweder aus rundlichen, mit doppeltem Contour umgebenen Lücken in einer strukturlosen Grundsubstanz (Fig. 9), oder es stellt sich dar aus polygonalen Gebilden zusammengesetzt, die mit den Zellen zusammenhängen und mit körnigem oder fädigem Inhalte erfüllt sind. Wie die Betrachtung der Fig. 26 lehrt, gehen diese Gebilde aus den Zellen der Drüse selber hervor, insofern das Zellprotaplasma sich gegen das Lumen zu verändert, sich aufhellt, seine strangförmige Anordnung verliert und dafür feine Fäden zeigt (sind das etwa die „Pseudopodien" Wassiliew's?), die sich in die Fäden jener Gebilde fortsetzen. Bei der Inkonstanz dieser Erscheinungen — sie finden sich in einigen Drüsen überall in der grünen Substanz, in anderen gar nicht —, die man am Deutlichsten auf Flachschnitten sieht, scheint es nicht unwahrscheinlich, dass wir es hier mit den eben auszustossenden oder eben ausgestossenen Produkten der Sekretion zu thun haben, die durch die angewandten Reagentien eine eigen-

thümliche Formveränderung erlitten haben. Indessen kann ich diese Vermuthung nicht beweisen, sintemalen Sekretprodukte, die man als unzweifelhaft solche in der weissen Substanz vorfindet, der äusseren Form, wie der inneren Zusammensetzung nach von den eben beschriebenen toto coelo verschieden sind.

Die einzelnen um- und durcheinander gewundenen Theile des Drüsenschlauches sind von einander durch ein Bindegewebe geschieden, das an der Randzone der grünen Substanz am schwächsten entwickelt ist, mehr der Mitte zu eine oft nicht unbedeutende Mächtigkeit erlangt, um dann beim Uebergang zur weissen Substanz auf seine früheren Verhältnisse reducirt zu werden. Dieses Bindegewebe ist der Träger von Gefässen, enthält aber auch Hohlräume, in denen eine Menge von Gebilden liegen, die ich als Blutkörperchen anspreche.

Die Unterscheidung von Bindegewebe und Gefässen ist an nicht injicirten Präparaten eine schwierige (Fig. 25 G G). Man findet zwischen den einzelnen Lumina (L) eine faserig zerklüftete Grundsubstanz, in der zahlreiche, längsovale Kerne liegen. Letztere haben das Aussehen wie die Kerne der Drüsenepithelien und sind stets oder fast stets von einem nach beiden Seiten spitz ausgezogenen Protoplasmamantel umgeben. Einmal sah ich zwei Kerne in einer solchen Zelle. Ganz ebenso sind aber auch die Kerne der Gefässe, namentlich der grösseren (Fig. 28 K). Hier sind sie längsoval, alternirend gestellt und liegen in der nach dem Lumen zu scharf, nach aussen zart contourirten Adventitia. Das eigentliche Gefäss zeigte eine zarte Parallelfaserung, durch die hindurch man die auf der dem Beschauer abgewendeten Seite in der Adventitia liegenden Kerne schimmern sah.

Auch Blutkörperchen finden sich in dem interstitiellen Bindegewebe und zwar frei in Lacunen desselben. Die zelligen Gebilde nämlich, die man häufig zwischen den Lumina des Drüsenschlauches im Bindegewebe sieht, sind von den eigentlichen Drüsenzellen ganz auffallend verschieden (Fig. 26 B). Sie haben einen stets und unter allen Umständen homogenen, scharf contourirten Protoplasmaleib, der den Farbstoff, mit dem der Schnitt behandelt wurde, nur wenig angenommen hat. In demselben, immer central, liegt ein bald runder, bald länglicher Kern, der sich intensiv tingirt, namentlich mit Safranin, wo er eine flammendrothe Farbe annimmt, und sich dadurch, wie durch die Abwesenheit jeglicher

Andeutung einer inneren Struktur von den Drüsenepithel- wie Gefässadventitia-Kernen wesentlich und unzweifelhaft unterscheidet. Da ich nun solche Zellen im Lumen grösserer Gefässe gesehen habe (Fig. 28 B), so stehe ich nicht an, diese Gebilde für die Blutkörperchen des Krebses zu halten.

Es erübrigt nun noch, am Schlusse dieses Abschnittes, einiger Zellen zu gedenken, die ich nur in sehr seltenen Fällen zu Gesicht bekommen habe. Dieselben sind in Fig. 10 a, b, c abgebildet, und scheinen mir in jeder Beziehung, sowohl was den zart contourirten und zart granulirten Zellleib, wie den grossen bläschenförmigen Kern und die gut ausgebildeten, bald nur einfach, bald doppelt, bald in der Vielzahl vorhandenen Fortsätze anlangt, wohlcharakterisirte Ganglienzellen zu sein.

Die weisse Substanz.

Die vollständige Abwesenheit jeglichen Pigments und ein leichter, matter Glanz der Epithelien verleihen der weissen Substanz ihr charakteristisches Aussehen.

Die Zellen gleichen in der Hauptsache denen des grünen Theils der Drüse. Sie sind, isolirt in physiologischer Kochsalzlösung, homogenen Inhaltes von fast kreisrunder Form (Fig. 11 b). Der Kern ist gross, bläschenförmig, in Allem den Kernen der grünen Substanz gleichend (Fig. 11 f), nimmt nur manches Mal, in Folge beginnender Quellung, eine undeutlich bisquitförmige Gestalt an. Zellen, die man seitlich sieht, zeigen sich zuweilen als in die Länge gezogen mit leichter, seitlicher Anschwellung (Fig. 11 a), also von modifizirt spindelförmiger Gestalt. Gebilde, wie ich sie in Fig. 11 c wiedergegeben, sind äusserst selten, ebenso selten wie solch kleine Zellen, wie in Fig. 11 d. Auf Essigsäurezusatz entsteht eine leichte, körnige Trübung des Protoplasma; gleichzeitig treten dabei die Contouren der einzelnen Zellen schärfer hervor, so dass dieselben jetzt als unregelmässige Polygone erscheinen (Fig. 12).

Man kann in der weissen Substanz zwei verschiedene Abschnitte unterscheiden, die in vielen, wesentlichen Punkten different sind, nämlich denjenigen Abschnitt, der die Fortsetzung des grünen Theils bildet (Fig. 22 Wa) und den Endabschnitt, die weisse Substanz sensu strictiori (Fig. 22 W).

Im ersten Abschnitt zeigen die Epithelien auf Schnittpräparaten ein ganz eigenthümliches und höchst charakteristisches Aussehen (Fig. 27 Wa). Sie scheinen gewissermaassen aus zwei Theilen zu bestehen, von denen der basale und grössere stets den Farbstoff, je nach dessen Natur stärker oder schwächer, angenommen hat, während der andere farblos bleibt und dem Schlauchlumen zu von einem überaus schmalen Saume von gefärbtem Protoplasma begrenzt ist. Bei einer mittleren Zellhöhe von 36 μ, kommen auf den letzteren Abschnitt 16 μ, auf den ersteren 20 μ. Der Kern liegt in dem tingirten und unveränderten Abschnitt, doch so, dass sein der Tunica propria abgekehrter Pol genau die Grenze zwischen verändertem und unverändertem Protoplasma angibt (cfr. Fig. 27 Wa). Es ist diese eigenthümliche Beschaffenheit des Zellprotoplasma eine so durchaus constante, sie zeigte sich nicht nur auf allen Schnitten desselben Organes, sondern in allen von mir überhaupt untersuchten Drüsen, und zwar nach Fixirung mittelst der am besten hierzu geeigneten Reagentien, über die wir gegenwärtig in der histologischen Technik verfügen, des Sublimat und der Flemming'schen Lösung, dass ich sehr geneigt bin, die oben geschilderten Verhältnisse als normale oder doch wenigstens als von dem natürlichen Zustande nicht allzuweit abweichende zu betrachten, nur so weit abweichende, wie dies durch die Fixirung und nachfolgende Härtung bedingt wird.

Die Epithelien der sensu strictiori weissen Substanz haben ein davon ganz verschiedenes Aussehen. Sie sind mehr abgeplattet, nicht so hoch und breit, ihr protoplasmatischer Leib zeigt keinerlei Differenzirungen, ihre Kerne sind längsoval (Fig. 27 W), und während die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen in dem Uebergangstheile deutlich und scharf ausgeprägt sind, lassen sich dieselben hier nirgends mehr erkennen, sondern sind total verwischt.

Jenes oben beschriebene Aussehen der Zellen des Uebergangstheiles ist übrigens nicht zu verwechseln mit dem im vorigen Abschnitte geschilderten strangförmigen Zerfall des Protoplasma der Epithelien der grünen Substanz. Ein solcher Zerfall kommt weder hier, noch in der gelbbraunen Substanz vor, wie ich mich auf das Bestimmteste überzeugt habe.

Diese Differenz zwischen den Epithelien beider Abschnitte der weissen Substanz zeigt sich auch in dem Grade und in der Art und Weise, wie sie durch längeres Verweilen in Müller'scher

Flüssigkeit alterirt werden. Gemeinsam bieten sie nur die Erscheinung hochgradiger Quellung dar. Während aber im mehr peripheren Abschnitte, also der eigentlich weissen Substanz, die Kerne im Allgemeinen ihren gewöhnlichen Habitus bewahrt haben, das Protoplasma getrübt ist, die Zellgrenzen verwischt sind (Fig. 13), liegen in dem Uebergangstheil die Verhältnisse anders. Die Kerne zeigen hier, wie auch in der angrenzenden grünen Substanz (ich will das jetzt nachholen), einen nach aussen scharf contourirten, getrübten Ring, der einen fast wasserhellen, klaren Raum umgibt, in dem anstatt der sonst beobachteten mehrfachen Kernkörperchen sich jetzt nur ein einziges, glanzloses, strahlig verzerrtes Gebilde findet (Fig. 14). Der strangförmige Zerfall der Zellen der grünen Substanz ist noch angedeutet vorhanden, wie dies in Fig. 14 bei G in allerdings unvollkommener Weise wiedergegeben ist. Das Protoplasma der Zellen des Uebergangstheils ist getrübt und enthält zarte, feine Fädchen, welche, mit einander verflochten, ein überaus zierliches, ziemlich regelmässiges Netz mit vieleckigen Maschen bilden. In der Substanz finden sich dann noch kleine kreisrunde, meist aber grössere bisquitförmige Lücken, die mir nach jeder Richtung hin unverständlich geblieben sind (Fig. 14).

In Zupfpräparaten stellen sich ferner hin und wieder Gebilde dar, die aus einem Gerüst dünner, aber scharf ausgeprägter Substanzbrücken bestehen, in deren polygonalen Lücken sich eine wirr aussehende, wie aus einzelnen kleinen Körnern zusammengesetzte Masse befindet (Fig. 15). Den Zusammenhang dieser Gebilde mit den Epithelien der Substanz konnte ich nicht auffinden, da ich dieselben auf Schnittpräparaten nie angetroffen habe.

Was endlich das Bindegewebe anlangt, welches zwischen die Wandungen der neben einander verlaufenden Partien des Schlauches gelagert ist, so unterscheidet sich dasselbe von dem in der grünen Substanz erstens durch seine geringere Entwicklung. Es ist auf schmale, bandartige Stränge reducirt, wie das auch nicht anders möglich ist, da die Windungen des Drüsenschlauches sehr dicht aneinander grenzen. Ferner sind seine Kerne kleiner, weniger zahlreich, ja können stellenweise, wie in Fig. 27, ganz fehlen. Endlich entbehrt es entschieden der Blutgefässe oder wenigstens sind dieselben in so geringer Menge vorhanden, dass sie leicht, namentlich in nicht injicirten Präparaten, übersehen werden können.

Die gelbbraune Substanz.

An Zupfpräparaten, die vom ganz frischen Organe in sogenannter physiologischer Kochsalzlösung hergestellt worden waren, zeigte es sich, dass die Färbung dieses Bestandtheiles der grünen Drüse nicht, wie Grobben angiebt, hervorgerufen wird durch eine Einlagerung unregelmässig geformter Körper von gelbbrauner Farbe in das Protoplasma der Zellen, sondern bedingt ist durch die Anwesenheit strohgelb gefärbter Kerne. Und zwar betrifft diese Färbung nicht einzelne Theile, sondern den ganzen Kern: Membran, geformten und ungeformten Inhalt (Fig. 17, 18 a, b, 19). Man kann unter diesen gelben Kernen zwei Hauptformen unterscheiden: einmal intensiver gefärbte (Fig. 17 a), von dunklerem Gelb; in ihnen ist dann meistens ein hellerer Fleck, das Kernkörperchen, vorhanden. Und zweitens helle, blassgelbe Kerne (Fig. 17 b, c), deren gesammter geformter Inhalt dann dunkler gelb ist. Zuweilen trifft man isolirte Zellen, die statt eines gelben Kernes einen gelben, im Protoplasma suspendirten Tropfen zeigen, ähnlich wie bei den Zellen der grünen Substanz (Fig. 18 c, d). Indessen ist das hier offenbar eine postmortale Erscheinung. Denn in den Präparaten, die unmittelbar nach Herausnahme der Drüse aus dem Körper angefertigt wurden, habe ich sie nie bemerkt, immer vielmehr erst dann, wenn das Organ in der Untersuchungsflüssigkeit (0,75 % NaCl) längere Zeit (2—3 Stunden) verweilt hatte.

Aber nicht alle Zellen haben gelbe Kerne, sondern nur ein kleiner Theil, wie dies aus Fig. 19 hervorgeht. Die Mehrheit ist farblos mit grossem rundem oder ovalem Kern; ihnen mangelt die Fähigkeit, in Oxalsäure einen pallisaden- oder strangförmigen Zerfall anzunehmen.

Sie gleichen sonst in allen wesentlichen Eigenschaften den Zellen der grünen Substanz. Auf Essigsäurezusatz retrahirt sich der Inhalt an isolirten von der sehr zarten Membran, die dadurch deutlich wird, und trübt sich an gruppirt liegenden durch Auftreten zahlreicher kleinster, scharf contourirter Körnchen. Gleichzeitig erscheint in letzterem Falle der Contour und die Zellen repräsentiren sich als polygonale Gebilde. Nur in der Grösse weichen sie von denen der grünen Substanz ab, indem sie einen geringeren Durchmesser haben. Aber während die Zellen im grünen und weissen Theile auf Schnitten cylindrisch oder kubisch erscheinen, werden

die des gelbbraunen auch hier vieleckig und unterscheiden sich dadurch von jenen auf das Schärfste (Fig. 23 B).

Die freien Kerne, die auch hier in Folge der Vulnerabilität der Zellen das mikroskopische Bild beherrschen, zeigen vielfache Neigung, sich reihenförmig aneinander zu lagern (Fig 16).

Ueberaus zahlreich sind die Gebilde, von denen ich eines in Fig. 18 bei e abgebildet habe. Von wechselnder Grösse, bald kreisrund, bald ovoid, bald von ganz unregelmässiger Gestalt haben sie einen von sehr zarter Membran begrenzten Inhalt, der aus überaus zahlreichen Tröpfchen besteht. Diese Tröpfchen sind klein, kuglig, nur in Folge gegenseitigen Druckes anders gestaltet und von eigenthümlichem, fast fettigem Glanze. Wenn ich diese Gebilde vergleiche mit den aus der grünen Substanz isolirten, glänzende Tropfen führenden Zellen, so komme ich auch hier, wie schon dort, zu der Vermuthung, dass man es mit Zellen zu thun hat, deren Substanz eine Umwandlung in das Produkt der Sekretion erfahren. Die Anwesenheit solcher Gebilde in der grünen und braunen Substanz, ihr völliges Fehlen dagegen in der weissen würde dann also, wenn obige Annahme richtig ist, als Beweis zu betrachten sein, dass jene beiden Substanzen der Sitz der eigentlichen Drüsenthätigkeit sind — einer Thätigkeit, die mit Vernichtung des ursprünglichen morphologischen Habitus der Zellen und der Ausstossung der veränderten einhergehen würde —, während die weisse nur als Ausführungsgang funktionirt.

Bindegewebe und im Bindegewebe liegende Gefässe, welche sich in so charakteristischer Weise im grünen Theile vorfinden, sind hier nur ganz spärlich vorhanden, wie ich im Gegensatze zu Grobben hervorheben muss, der namentlich hier eine reichliche Vascularisation gefunden haben will.

Die Sekretionsprodukte.

Die eigentlichen Sekretionsprodukte indessen, wie sie sich hauptsächlich in der weissen Substanz, nie in der grünen finden, zeigen einen Habitus, der von dem der eben beschriebenen Gebilde durchaus abweicht. Die Mehrzahl erscheint in Form runder Tropfen von mattem Glanze, scharfem Contour und homogenem, durchsichtigem Inhalte. Sie sind entweder isolirt oder haben sich zu doldenförmigen oder unregelmässigen Gruppen an- und übereinander gelagert (Fig. 21 a).

Seltener sind keulenartig gestaltete Produkte, die zuweilen sehr bedeutende Grösse erlangen können (Fig. 21 c). In diesem Falle erscheinen sie doppelt contourirt, von gelblich-grünem Glanze und haben in dem gewölbten Theile einen mässig grossen, kreisrunden, fest umgrenzten Fleck, der blasser und weniger glänzend ist. An den kleineren derartigen Formen kann man 4 Abschnitte unterscheiden, die ich als Kopf, Hals, Leib und Fuss bezeichnen will. Kopf und Leib sind dunkler und trüber, Hals und Fuss stets heller und klarer. Der Inhalt ist homogen, der Contour stets einfach. Hat der Kopf, wie in Fig. 21 b, eine pokalähnliche Gestalt, dann ist er heller als der Leib und sitzt auf sehr schmalem Halse auf; hat er eine rundliche Form, dann ist er ebenso trübe, wie der Leib, und der Hals, dem er aufsitzt, ist breit (Fig. 21 c). Der Fuss ist stets sehr unregelmässig gestaltet. Endlich finden sich noch längliche, cylindrische, bisweilen eine seitliche Ausbuchtung zeigende Gebilde, die überaus blass und sehr zart contourirt sind und in ihrem Innern, aber nicht konstant, einen hellen, kreisrunden Fleck besitzen (Fig. 21 d). Sie erinnern lebhaft an die Eiweisscylinder, die man im Harm an Nephritis leidender Menschen antrifft.

Ein ganz besonderes Produkt, in nur spärlicher Menge, liefert ferner die gelbbraune Substanz, nämlich purpurfarbene Körper. Dieselben sind ganz unregelmässig gestaltet und haben stets einen hellen Fleck, der bald central, bald excentrisch liegt (Fig. 20 a—c).

Die Topographie der Drüse.

Nachdem so die epithelialen Elemente der Drüsenbestandtheile geschildert sind, sowohl was ihre innere Struktur als ihre Verbindung anlangt, erübrigt es noch, die Verbindung dieser Drüsenbestandtheile selber auseinanderzusetzen.

Da möchte ich denn von vorneherein einen Satz aufstellen, durch den ich allerdings mich in Opposition bringe zu allen den Forschern, die bis dato das fragliche Organ histologisch analysirt haben, den Satz nämlich: *Die grüne Drüse vom Flusskrebs besteht nicht aus* **einem** *vielfach gewundenen Schlauche, sondern aus* **zwei** *Schläuchen, die erst kurz vor ihrer Einmündung in die Blase sich miteinander verbinden.* Und zwar bilden die grüne und die weisse Substanz den einen — langen, die gelbbraune und ein kleiner Theil der weissen den zweiten —

kurzen Schlauch; niemals aber hat, wie ich dies schon zu Anfang erwähnte, eine unmittelbare Kommunikation zwischen der grünen und gelbbraunen Substanz statt. Es ist mir in der That unbegreiflich, wie eine so offenkundige Thatsache den Augen so gewiegter Mikroskopiker, wie z. B. Grobben, entgehen konnte.

Die beiden Schläuche sind von sehr verschiedenem Wesen.

Der lange Schlauch ist stärker gewunden, sein Lumen von wechselnder Weite, doch ohne dendritische oder warzenförmige Verlängerungen, wie dies Wassiliew (cfr. oben) behauptet. Die einzelnen Windungen liegen oft so dicht, dass sich die Wände fast berühren, nur durch mehr oder weniger starke Bindegewebszüge getrennt. Auf einem Längsschnitt hat der Schlauch in der That, wie Huxley sagt, „eine lungenartige Textur"; nie aber communiciren die einzelnen Windungen mit einander, d. h. niemals ist eine unmittelbare Verbindung benachbarter Partieen hergestellt durch Rarefikation des Gewebes der Wandungen. Im grünen Theil ist das Lumen am engsten, 0,04 mm. Durchmesser im Mittel, es erweitert sich beim Uebergang zu dem oben charakterisirten Abschnitte der weissen Substanz zu 0,06 mm, hat eine Breite von 0,12 mm. beim Uebergang in die eigentliche weisse Substanz und misst hier zwischen 0,24 und 0,40 mm. Man findet häufig auf Längsschnitten, wie dies Fig. 22 W. auch zeigt, zottenartige Hervorragungen an der Oberfläche, welche also anzeigen, dass der Schlauch seitliche Ausbuchtungen hat, seine Wände also nicht immer parallel untereinander sind. Diese Wände haben übrigens im Mittel einen Durchmesser von 0,014 mm.

Der kurze Schlauch der gelbbraunen Substanz hat, im Verhältniss zum langen, nur wenige Windungen, sein Lumen ist von vornherein ein grosses und steht der sensu strictiori weissen Substanz nur um ein Geringes im Durchmesser nach (Fig. 23). Er geht unmittelbar in den weitesten Abschnitt der weissen Substanz über und vereinigt sich hier mit dem langen Schlauche zu dem gemeinsamen Ausführungsgange, der in die dorsal gelegene Blase [1]) mündet.

Schluss.

Grobben ergeht sich am Schlusse seiner mehrfach citirten, interessanten Arbeit über die „Antennendrüsen der Crustaceen"

1) Ich habe es unterlassen, auf die Structur dieser Blase hier näher einzugehen, da ich dem, was Huxley darüber in seiner vergleichenden Ana-

in Spekulationen über die wahrscheinlichen Funktionen der einzelnen Substanzen dieser Drüsen, die mir so gewagt und so unsicher fundirt erscheinen, andererseits aber von dem Autor auch mit solcher Sicherheit aufgestellt werden, dass ich mir es nicht versagen kann, ebenfalls am Schlusse, auf dieselben mit einigen Worten zurückzukommen.

Er sagt, nachdem er die Homologie der Antennendrüse mit der Schalendrüse hervorgehoben, was hier irrelevant ist, im Anschluss an Weismann: „An der Antennendrüse . . . . . finden wir, wie bei den Malpighi'schen Körperchen der Vertebraten, die Wandung des Endsäckchens äusserst dünn, indem dasselbe auch nicht von einem geschlossenen Epithel ausgekleidet ist, und weiter unterhalb des Endsäckchens,[1]) resp. zwischen den Aussackungen desselben ein reiches Netzwerk von Gefässen und Blutlakunen entwickelt. In diesem Labyrinth von Bluträumen, welches so reich nur am Endsäckchen ausgebildet ist, findet gewiss eine geringe Stauung des Blutes statt und damit ergibt sich ein erhöhter Druck, welcher eine Filtration ermöglicht." (pg. 13 l. c).

Ganz abgesehen davon, dass ich die Richtigkeit der Angaben Grobben's vom grossen Gefässreichthum der gelbbraunen Substanz, seinem „Endsäckchen", sowie von dem nicht geschlossenen Epithelbelag nicht zugeben kann, so würde, selbst wenn diese Behauptungen dem thatsächlichen Verhalten entsprächen, doch nicht im mindesten darin ein Grund für erhöhten Druck und somit folgende Filtration gegeben sein. Es hat wohl noch niemals Jemand behauptet, dass grosser Kapillarreichthum eine Stauung des Blutlaufes bewirke. Im Gegentheil! Je reichlicher ein Organ mit Haargefässchen versehen ist, um so schneller kreist das Blut in ihm und um so reger ist sein Stoffwechsel. Der hohe Druck in den Malpighi'schen Körperchen der Säugethierniere hat einen ganz anderen Grund, als Grobben zu meinen scheint. Derselbe wird dadurch bewirkt, dass das vas efferens sich in ein zweites,

---

tomie sagt, soweit es die histologischen Verhältnisse betrifft, absolut nichts Neues hinzuzufügen habe. Die morphologische Situation anlangend kann ich einen Zusammenhang der Blase, wie aus meiner ganzen Darstellung hervorgeht, mit der grünen Masse nicht zugeben; ein solcher ist nur mit der weissen zu constatiren.

1) Ich will hier noch einmal hervorheben, dass Grobben statt „gelbbrauner Substanz", wie ich, der Phylogenie zu Liebe stets „Endsäckchen" sagt.

die geraden Harnkanälchen des Markstrahles umspinnendes, feineres Haargefässnetz auflöst, das Blut also gezwungen wird (das so schon unter dem höchsten Drucke steht), aus relativ weiten Bahnen in engere zu strömen. Dadurch wird ein Hinderniss gesetzt, das eben Stauung und damit Filtration bewirkt und nur durch höheren Druck überwunden werden kann. Hiervon, von diesen morphologischen Verhältnissen ist aber in der grünen Drüse des Flusskrebses gar keine Rede, die Grobben'sche Annahme daher irrig und die Analogisirung der gelbbraunen Substanz mit der Rinde der Vertebratenniere völlig verfehlt.

Was Grobben als „Harnkanälchen" bezeichnet, ist grüne und weisse Substanz und diese sollen ein Analogon der tubuli contorti sein. Als besonders beweisend gilt der strangförmige Zerfall oder die strangartige Anordnung der „Protoplasmakörperchen", die nach Grobben's Meinung eine Folge des lebhaften Stromes ist, also auf rein mechanischen Ursachen beruhen soll. Auf diesen letzteren Punkt will ich überhaupt nicht eingehen, da er sich selber widerlegt. Der strangartige Zerfall der Epithelien der grünen Substanz, der lebhaft an die Verhältnisse erinnert, die Heidenhain uns an den Wirbelthiernieren kennen gelehrt hat, ist meiner Ansicht nach zwar bewirkt durch die angewandten Reagentien, aber doch begründet in einer inneren Struktur des Protoplasma. Würde ich denselben an den Epithelien aller drei Substanzen gefunden haben, so würde ich nicht einen Moment zögern, ihn als Artefakt zu betrachten. So aber, da er sich nur und ausschliesslich an den Zellen der grünen Substanz zeigt, niemals aber an denen der weissen und gelbbraunen, liegt die Sache anders. Denn es ist schlechterdings nicht abzusehen, warum, wenn es sich um künstlich hervorgebrachte Phänomene handeln sollte, dieser strangförmige Zerfall nicht eine allgemeine Eigenschaft der Zellen dieser Drüse sein sollte, wogegen jene Ausschliesslichkeit wohl zur Annahme berechtigt, die grünen Zellen (sit venia verbo) prädisponirten dazu.

Allein, damit ist hier gar nichts gewonnen und gar nichts anzufangen. Da auch Grobben selber hervorhebt, dass das „streifige Epithel" allein nicht berechtigt, einen Schluss auf die Nierennatur zu ziehen, da die oben angeführten, von ihm besonders hervorgehobenen Analogieen hinfällig sind, so sind wir zur Zeit noch nicht im Stande, zumal uns die Physiologie völlig

im Stiche lässt, mit Bestimmtheit zu behaupten, die grüne Drüse des Flusskrebses sei die Niere dieses Thieres.

Begnügen wir uns mit der Feststellung der anatomischen Thatsachen und überlassen wir es der Zukunft, hierin Klarheit zu verschaffen; voreilige Analogisirung und Homologisirung können nur verwirrend auf unsere wissenschaftlichen Anschauungen einwirken.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVIII und XXIX.

Fig. 1. Schlauchtheil aus der grünen Substanz; Essigsäure. Zeiss 3 F.

Fig. 2. Zellen der grünen Substanz. a und b freie Kerne, c—f verschiedene Zellen, bei x durchtretende Tropfen. NaCl 0,75 %. Zeiss 3 F.

Fig. 3. Zellen ebendaher, nach Essigsäurebehandlung. Zeiss 3 F.

Fig. 4. Aus der grünen Substanz; nach Behandlung während 48 Stunden mit gesättigter Oxalsäurelösung (a—g cfr. Text). Zeiss 3 F.

Fig. 5, 6, 7. Zellkomplexe eben daher, nach Oxalsäurebehandlung wie in Fig. 4. Zeiss 3 D.

Fig. 8. Zellen aus dem Uebergange der grünen zur weissen Substanz; a) nach Essigsäure-, b) nach Behandlung in Müller'scher Flüssigkeit (4 Wochen). Zeiss 3 F.

Fig. 9. Maschenwerk aus der grünen Substanz. NaCl 0,75 %. Zeiss 3 D.

Fig. 10. Ganglienzellen ebendaher, NaCl 0,75 %. Zeiss 3 F.

Fig. 11. Aus der weissen Substanz. a—d Zellen, e und f freie Kerne; NaCl 0,75 %. Zeiss 3 F.

Fig. 12. Zellkomplex ebendaher. Essigsäure. Zeiss 3 F.

Fig. 13. Zellkomplex ebendaher. Müller'sche Flüssigkeit (4 Wochen). Zeiss 3 F.

Fig. 14. Zellkomplex aus dem Uebergang von grüner zu weisser Substanz; Müller'sche Flüssigkeit (4 Wochen). G = grüner Theil, Wa = weisser Anfangstheil. Zeiss 3 F.

Fig. 15. Maschenwerk aus der weissen Substanz. NaCl 0,75 %. Zeiss 3 F.

Fig. 16. Farblose Kerne der gelbbraunen Substanz. NaCl 0,75 %. Zeiss 3 F.

Fig. 17. Gelbe Kerne ebendaher; a) dunkle, b, c) helle. NaCl 0,75 %. Zeiss 3 F.

Fig. 18. Zellen ebendaher (a—e cfr. Text). NaCl 0,75%. Zeiss 3 F.
Fig. 19. Schlauchtheil ebendaher. Essigsäure. Zeiss 3 F.
Fig. 20. Purpurfarbene Körper aus der gelbbraunen Substanz. NaCl 0,75%. Zeiss 3 F.
Fig. 21. Sekretionsprodukte aus der weissen Substanz (a—e cfr. Text). NaCl 0,75%. Bei Zeiss 3 F gezeichnet, auf die Hälfte reducirt.
Fig. 22. Längsschnitt, schematisch (50fache Vergrösserung etwa). G = grüne Substanz; Wa = weisser Anfangstheil, W = weisse Substanz.
Fig. 23. Längsschnitt, schematisch (50fache Vergrösserung etwa). W = weisse, B = gelbbraune Substanz. L = Schlauchlumen.
Fig. 24. Längsschnitt durch den grünen Theil. Sublimatfixirung. Bismarckbraun. Bei x ist durch Abheben des Epithels die Tunica propria zu sehen, daneben ein Kern in derselben. Zeiss 3 F.
Fig. 25. Flachschnitt durch den grünen Theil. Flemming'sche Lösung. Pikrocarmin. L = Lumen, G = Gefässe und Bindegewebsstränge. Bei x strangförmiger Zerfall. Zeiss 3 F.
Fig. 26. Flachschnitt wie vorhin; Safranin. L = Lumen, B = Blutkörperchen. Zeiss 3 F.
Fig. 27. Längsschnitt durch den weissen Theil; Sublimatfixirung, Bismarckbraun. Wa = weisser Anfangstheil, W = weisse Substanz. Zeiss 3 D.
Fig. 28. Blutgefäss aus demselben Schnitte wie Fig. 26. K = Adventitia-Kerne, B = Blutkörperchen. Zeiss 3 F.

Untersuchungen über die Beziehungen des Darmepithels zum lymphoiden Gewebe.

Von

Dr. **M. v. Davidoff**,

Assistent für Histiologie an der anatomischen Anstalt in München.

(Hierzu Tafel XXX und XXXI.)

Der Gegenstand der vorliegenden Untersuchung hat in den letzten Jahren lebhaft das Interesse der Histiologen in Anspruch genommen. Hauptsächlich waren es aber die Arbeiten von Stöhr, welche in die Beziehungen des Epithels zur adenoiden Substanz ein neues Licht brachten. Stöhr legte an Untersuchungen der Tonsillen und Balgdrüsen verschiedener Thiere und des Menschen die Thatsache klar, dass das Epithel, welches die lymphoiden Anhäufungen der beiden genannten Organe überzieht, stets, wenigstens an einigen Stellen, von lymphoiden Körperchen, den Leucocyten infiltrirt sei[1]). Diese befanden sich nach Stöhr niemals in den Epithelzellen selbst, sondern waren zwischen denselben eingelagert, also in den Intercellularräumen oder in der sog. Kittsubstanz der Epithelzellen. Hier erzeugten nun die Leucocyten grössere und kleinere Lacunen und rückten so ganz allmählich vom basalen zum oberflächlichen Stratum des geschichteten Epithels, um dann in die Mundhöhle zu gelangen und die Speichelkörperchen zu liefern. Bei diesem Vorgange konnte das Epithel dermassen infiltrirt sein, dass man von demselben nur mit den grössten Schwierigkeiten etwas erkennen konnte.

Somit schienen Beweise geliefert, dass normaler Weise lymphoide Zellen im Epithel sich befänden. Auch an anderen Stellen

1) Ph. Stöhr, Ueber Mandeln und Balgdrüsen. Virchow's Archiv, Bd. XCVII, 1884.

hat Stöhr diesen Vorgang constatiren können, so z. B. noch neuerdings in der Nasenschleimhaut des Menschen[1]). Nach allen diesen Beobachtungen glaubte Stöhr seine Hypothese verallgemeinern zu können, und dahin zu formuliren, dass überall da, wo adenoide Substanz unmittelbar unter dem Epithel sich findet, eine normale Auswanderung der Leucocyten statt hat.

Diese Arbeiten Stöhr's fanden mit Recht grossen Anklang, denn damit wurden ja Bilder, die jeder Histiologe gesehen hat, auf eine befriedigende Weise erklärt.

Die Morphologie der wandernden Leucocyten fand Berücksichtigung in einigen kleineren Arbeiten von List[2]), der dieselben im Cloakenepithel der Selachier fand und untersuchte. Eine Reihe anderer Forscher bestätigte gelegentlich anderer Untersuchungen Stöhr's Hypothese, und so gewann letztere immer mehr festen Boden und schien sich schliesslich zu einem Ganzen gestalten zu wollen, um so mehr als ein Widerspruch sich bislang noch nicht erhob.

An Schnitten nun, die ich aus dem Darme des Menschen und einiger Säugethiere anfertigte, war es auffallend, dass solche leucocytenähnliche Körper nicht zwischen den Epithelzellen, sondern in denselben ihren Platz nahmen. Durch diese Lage der erwähnten Körper wurden die Präparate interessant: denn man konnte nicht ohne Weiteres annehmen, dass alle diese Gebilde, zumal sie sehr verschieden an Grösse und Aussehen waren, auf der Durchwanderung begriffene Leucocyten seien. Es war schwer sich vorzustellen, dass die Leucocyten, um in das Darmlumen zu gelangen, die Epithelzellen selbst passiren müssten.

Ich unternahm daher, auf Vorschlag des Herrn Prof. Kupffer, die nähere Prüfung dieser Präparate und suchte nach den Beziehungen dieser leucocytenähnlichen Körper, einerseits zu den Epithelzellen, andererseits zum lymphoiden Gewebe.

Die Präparate, welche mir am meisten Aufschlüsse über alle diese Fragen gegeben haben, waren Quer- und Flachschnitte der Follikel aus dem Processus vermiformis des Meerschweinchens und Schnitte der blattartigen Zotten des Jejunum des Menschen.

---

1) Ph. Stöhr, Beiträge zur Histologie des Menschen, Würzburg 1886.

2) List, Zur Morphologie wandernder Leucocyten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 28, Heft 3, 1886.

Behandelt wurde das Material fast durchgängig mit der Flemming'schen Chrom-Osmium-Essigsäure, und nach der gewöhnlichen Methode in Paraffin eingeschlossen. Die Färbung wurde indessen stets nachträglich vorgenommen und zwar meistens eine Doppelfärbung mit Safranin und Anilinblau, nach der von Garbini[1]) angegebenen Methode. An gelungenen Färbungen waren sämmtliche Kerne schön roth gefärbt, das Protoplasma der Zellen, sowie das adenoide Gewebe erhielten aber einen bläulichen Ton, wodurch die Untersuchung, namentlich der feineren Verhältnisse wesentlich erleichtert wurde. Von anderen Conservirungsflüssigkeiten habe ich noch die Kleinenberg'sche Pikrin-Schwefelsäure und Sublimat mit Erfolg angewandt. Auch andere Färbungsmethoden wie Borax-Carmin und Pikro-Carmin ergeben brauchbare Präparate. Bemerkenswerth ist es, dass die in den Epithelzellen vorkommenden, den Kernen der Leucocyten ähnlichen Gebilde sich mit allen Farbstoffen viel intensiver tingiren als die Kerne der Epithelzellen, wodurch die beiden Bildungen, abgesehen von ihrer Form, leicht auseinander zu halten sind.

Ich gehe jetzt zur eigentlichen Untersuchung über und werde zunächst die Präparate vom menschlichen Jejunum beschreiben, weil die Verhältnisse hier einfacher erscheinen und uns nach und nach in complicirtere, wie sie in den Follikeln[2]) des Meerschweinchens vorhanden sind, einführen werden.

Die Gesichtspunkte, von denen ich in der vorliegenden Untersuchung geleitet wurde, decken sich nicht ganz mit denjenigen Stöhr's, berühren sich aber mit denselben so vielfältig, dass ich gemeint habe, auf Stöhr's Arbeiten gleich einleitend eingehen zu sollen.

---

1) Garbini, Ad., Di una nuovo metodo per doppia colorazione. Zool. Anzeiger. IX. Jahrgang. 18. Januar 1886.

2) In dieser Arbeit werde ich den Namen „Follikel" oder „Lymphfollikel" fallen lassen, und schliesse mich Flemming an, der, auf den absurden Gebrauch alle diese Dinge „Follikel" zu nennen (Folliculi-Schläuche) hinweisend, sie als Lymphknoten oder Lymphknötchen bezeichnet. Wo in letzteren, „d. h. in einer lymphatisch infiltrirten reticulären Bindesubstanz, besondere markirte Herde auftreten", werden sie von Flemming als „Sekundärknötchen" bezeichnet. (Flemming, Studien über Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24, 1885, p. 54).

1.

Die zu beschreibenden menschlichen Präparate stammen von einem, hier in München am 15. April 1885 geköpften Verbrecher. Derselbe war 22 Jahre alt, hat 12 Stunden vor der Hinrichtung ein reichliches Mahl zu sich genommen und war, wie die Section erwiesen hat, in allen Beziehungen vollkommen gesund.

Der betreffende Darmabschnitt wurde ca. eine halbe Stunde nach der Enthauptung, noch körperwarm, in die Flemming'sche Flüssigkeit eingelegt.

Fig. 1 und 2 stellen zwei Schnitte von einer Falte des Jejunum dar[1]). Fig. 1 ist ein Querschnitt, Fig. 2 ein Längsschnitt.

Nach Aussen ist das Epithel gelagert. Die mittlere Zone wird durch das Bindegewebe, das einen ziemlich ausgeprägten, adenoiden Charakter aufweist, durch Blut- und Lymphgefässe eingenommen. Das Epithel selbst (Ep) besteht aus einer Lage exquisit cylindrischer Zellen und weist einen schönen, fein gestrichelten cuticularen Saum auf (Cs). Die Grenzen der Zellen sind überall deutlich und zeigen, dass die Zellen nach dem Darmlumen zu breiter werden, nach der Basalmembran hin sich aber immer mehr oder weniger zuspitzen. Bei vielen Zellen ist letzteres nicht so ausgesprochen wie bei anderen. Nicht selten aber fängt die Zelle an, schon in der Region ihres Kernes sich zu verschmälern und läuft dann ziemlich spitz an ihrem basalen Ende aus (vergl. Fig. 2). Infolge solcher Verjüngungen entstehen zwischen den basalen Abschnitten der Zellen ab und zu grössere und kleinere Lücken[2]) (Fig. 1 und 2 El). Oft kommen solche Lücken auch auf eine andere Weise zu Stande, nämlich durch eine basale Gabelung einer Epithelzelle (vergl. Fig. 5, rechte Zelle)[3]). In der Regel

1) Dass wir es im Jejunum des Menschen nicht mehr mit discreten Zotten zu thun haben, sondern mit untereinander verbundenen Falten, erhellt aus der Arbeit vom Grafen Spee. (Beobachtungen über den Bewegungsapparat und die Bewegung der Darmzotten etc. Arch. f. Anat. u. Phys. 1885. Anat. Abth. p. 159.) Vergl. die Figg. 5 a, 5 b, 5 c auf Taf. VII.

2) Solche Lücken sind auch in der Fig. 2 a der citirten Arbeit vom Grafen Spee dargestellt (Dünndarm des Meerschweinchens).

3) Vergl. Krause's (Allgemeine und mikroskopische Anatomie. Hannover 1876) Fig. Aa auf Seite 211, wo eine solche Gabelung der Epithelzelle abgebildet ist.

ist dann der eine Fortsatz dicker, der andere dünner. Letzteren kann man dann längs der Grenze der Nachbarzelle verfolgen, während der andere, dickere, gleichsam die eigentliche Fortsetzung der Zelle ist.

Im engsten Connex stehen die Epithelzellen mit der sog. Basalmembran, welche bei schwachen Vergrösserungen sich als eine doppelt-contourirte Linie documentirt (Fig. 1 Bm), mit stärkeren Linsen aber einen deutlich faserigen Bau aufweist (vergl. die Fig. 2—10 Bm). Diese „Basement membrane“ Bowman's wurde von Dönitz[1]) für eine besondere Bildung gehalten, gleich einer Membrana propria der Drüsen[2]). Henle, in der ersten Auflage seiner systematischen Anatomie, stellt sie für den Darmtractus in Abrede. „Auf der Verdauungsschleimhaut findet sie sich nirgends“, sagt Henle auf Seite 45 (Bd. II). Von Kölliker[3]) wurde sie mit der netzförmigen Bindesubstanz der Mucosa“ in Zusammenhang gebracht, und als eine dichtere Lage derselben aufgefasst. Sowohl Eberth, wie auch Kölliker haben Kerne in derselben gesehen und vergleicht Kölliker die Basalmembran „der Begrenzungsschicht der Follikel der follikulären Drüsen, in der die Kerne der ursprünglich vorhandenen Zellen meist verschwunden sind“. Auch Oeffnungen oder Lücken sind in der Basalmembran von Eberth beobachtet und von Kölliker bestätigt worden. Kölliker meint, dass diese Lücken „den Maschen der netzförmigen Bindesubstanz gleich zu setzen seien.“ Debove[4]) hält sie für ein Endothelhäutchen, und will dieselbe durch Silbernitrat dargestellt haben. In der zweiten Auflage seiner systematischen Anatomie sagt Henle[5])

---

1) W. Dönitz, Arch. f. mikr. Anat. 1864, p. 168 und daselbst 1866, p. 757.

2) In Bezug auf ältere Angaben über die Basalmembran vergl. die litterarische Zusammenstellung von Drasch: Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues des Dünndarms, insbesondere über die Nerven desselben. Aus dem LXXXII. Bande der Sitzb. der K. Akad. der Wissensch. III. Abth. Oct.-Heft. Jahrgang 1880. Sie sind folgende: Goodsir, Edinburgh, Philosophical journal, Nr. 33, 1842. Donders' Physiologie Bd. I, p. 316, 1856. Todd und Bowman, The physiological Anatomie and physiologie of man, 1866.

3) Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 5. Auflage. Leipzig 1867. p. 413.

4) Comptes rendus. Bd. 75, p. 1776, 1872.

5) Braunschweig 1874.

über das Wesen der Basalmembran überhaupt folgendes: . . . Sie „ist eine structurlose, wasserhelle, in Essigsäure und Alkalien etwas aufquellende Membran von sehr geringer Mächtigkeit (0,005 bis 0,01 mm). Sie ist in doppeltem Sinne unbeständig, indem sie erstens nur in einzelnen Schleimhautregionen, und auch in diesen nicht jedesmal, vorkömmt. Man begegnet ihr unter geschichtetem Pflasterepithelium, wie unter Flimmerepithelium. In der Trachea habe ich sie nie vermisst; in der Conjunctiva der Cornea ist sie vielleicht ebenso häufig vorhanden, als sie fehlt. Ob sie auf der Verdauungsschleimhaut sich findet, ist streitig" (Seite 50 Bd. II). Klein und Verson[1]) scheinen die Basalmembran zu leugnen, und halten das Netzwerk „zwischen Parenchym und Epithel bei Meerschweinchen und Ratten für ein Kunstproduct. Watney[2]), an Darmzotten des Affen, glaubte unter dem Epithel grosse kernhaltige Zellen gefunden zu haben, die streckenweise eine continuirliche jedoch lückenhaltige Membran bildeten. Drasch[3]) konstatirte „das Vorhandensein einer membranösen Grenzschicht an der Zottenoberfläche" (S. 11). Als eigentliches Charakteristicum der Membran fallen nun zuerst die in ihr gelegenen Kerne auf. Sie ist nicht kernarm, wie Dönitz und Kölliker angeben, im Gegentheil ist sie reichlich mit Kernen versehen, welche sich von den Zellen des adenoiden Gewebes merklich unterscheiden: durch ihre Gestalt, welche, wie auch Watney angiebt, ausgesprochen oval ist, durch ihre, jene bedeutend übertreffende Grösse." . . . . „Häufig aber, und zwar immer an Membranen, an welchen zugleich Nerven hervortreten, kann man sich schon bei stärkerer Vergrösserung und vollends mit Tauchlinsen überzeugen, dass an der Membran ein Canalwerk liegt, welches sehr an das in der Cornea erinnert (Fig. 3, Taf. I, Fig. 3 Taf. III). In den Lücken dieses Canalsystems, welche mit dichotomisch vielfach sich theilenden Ausläufern anastomosiren, liegen Protoplasmamassen mit ovalen Kernen" (p. 13). Ferner bestätigt Drasch die schon von Eberth und Kölliker aufgefundenen Lücken, und bestreitet die

---

1) In Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. 1. Band. 1871, Cap. XVI (p. 410).

2) On the minute anatomy of the alimentary canal. Philosophical Transactions of the royal society of London 1876. Vol. 166, p. 461.

3) l. c. Anm. 2, p. 8.

Möglichkeit ihrer Hervorrufung durch ein Kunstproduct. Die Basalmembran ist nach ihm an den Darmzotten ein vollkommen selbstständiges Gebilde. Die Frage hingegen, ob die Basalmembran „dadurch zu Stande kommt, dass sich das adenoide Gewebe der Zotte an der Oberfläche verdichtet, oder ihm eine besondere embryonale Anlage zu Grunde liegt", lässt Drasch unentschieden. „Im ersteren Falle", fährt Drasch fort, „hätte die adenoide Substanz eine vollständige Metamorphosirung erfahren, da diese ja durch die Ameisensäure stark quillt und völlig verändert wird, während grade dieses Reagens es ist, mit Hilfe dessen man die Membran zur Ansicht bringen kann, ohne eine wesentliche Structurveränderung in ihr hervorzurufen." . . . . „Im zweiten Falle würden sich die Fasern des adenoiden Gewebes an sie ansetzen und mit ihr verschmelzen." . . . „An Membranen, welche von vergoldeten Zotten abgezogen werden, als auch an Membranstücken, die man durch Zerzupfen von Zotten, welche nicht zu lange Zeit in Müller'scher Flüssigkeit lagen, gewinnt, sieht man Fäserchen des adenoiden Gewebes fest anhaftend, flotiren" (p. 14). Nach Drasch wäre also die Basalmembran eine vom adenoiden Gewebe verschiedene Bildung, sowohl in Bezug auf ihr Verhalten gegen die Ameisensäure, als auch, was namentlich wichtig ist, in Bezug auf die in ihr vorkommenden Kerne. Krause[1]) spricht sich nicht ganz klar aus über das Wesen der Basalmembran. Die Epithelzellen verdünnen sich nach dem Zottenmantel hin", sagt er, „und gehen in einen umgebogenen feinen Fortsatz über, der in die leicht gezähnelte Zottenoberfläche eingezahnt ist". Es ist klar, dass durch die „Zottenoberfläche" die äusserste Begrenzungsschicht des Stratum proprium der Schleimhaut (Propria, Henle) gemeint ist, also unsere Basalmembran. Sie wird von Krause zum Stratum proprium gerechnet und soll sich dadurch auszeichnen, dass sie zwischen die Fortsätze der Epithelzellen eigene Fortsätze oder Leistchen aussendet. In Quain's[2]) Elements

---

1) W. Krause, Allgemeine und mikroskopische Anatomie. Hannover 1876, p. 211.

2) Quain, Elements of Anatomie. London 1882, Vol. II, p. 602. In der Allgemeinen Beschreibung der Basalmembranen heisst es auf Seite 70: „Another special variety of connective tissue is met with in the form of delicate membranes, and was formerly supposed to be quite homogeneous in structure. These membranes have, however, in many cases been shown to be

of Anatomy, wird die Basalmembran als aus flachen Zellen bestehend aufgefasst. Sie soll einerseits mit den verästelten Zellen des reticulären Gewebes verbunden sein, andererseits solle sie Fortsätze in das Epithel aussenden, welche sogar die Oberfläche des letzteren erreichen („from the latter [Basalmembran], prolongations extend between the epithelium cells toward the surface"). Landois[1]), in seiner Physiologie, giebt einen innigeren Zusammenhang des Epithels mit der Basalmembran an. „Nach meinen Untersuchungen", sagt Landois, „muss ich annehmen, dass die Epithelzelle sich nach unten trichterförmig verjüngt; hierbei geht ihre Zellmembran nach verschiedenen Richtungen in direkten Zusammenhang mit den Stützzellen des adenoiden Gewebes der Zotte über, ebenso mit der subepithelialen Begrenzungsschicht der Zotte, die dem entsprechend also vielfach durchbrochen sein muss." — Nach den hier angeführten Angaben ist die Basalmembran ein Bestandtheil des Stratum proprium, eine Begrenzungsschicht derselben, und nur bei Landois findet sich die Bemerkung, dass sie mit den Membranen der Epithelzellen im engeren Connex steht. Für die Zugehörigkeit der Basalmembran zu dem reticulären Gewebe schien auch die Thatsache zu sprechen, dass bei Verletzungen der Schnitte, auch bei der Maceration, die Basalmembran immer mit dem Stratum proprium in Zusammenhang bleibt, sich hingegen von den Epithelzellen ablöst.

Es bedarf wohl keiner besonderen Rechtfertigung, wenn der Satz hingestellt wird, dass unter Basalmembran überhaupt die dünne Grenzschicht zwischen Epithel und Bindegewebe der äusseren Haut sowohl, in allen ihren Regionen, wie sämmtlichen Schleimhäuten verstanden werden muss. Die serösen Häute lasse ich bei Seite, weil es fraglich ist, ob bei dem einfachen Charakter ihres Epithels auch da eine Basalmembran angenommen werden darf. Ein Licht schien auf den Charakter der Basalmembranen aus einer embryologischen Erfahrung zu fallen. Hensen wies

---

made up of flattened cells, in close apposition, which can be brought in view by staining with nitrate of silver. This is the case with the so called basement membranes or membranae propriae, which are found under the epithelium of many mucous membranes, and outside the epithelium of secreting glands."

1) Landois, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Wien und Leipzig, 1883.

bekanntlich nach, dass schon in sehr frühen Entwicklungsstadien, noch vor dem Schluss der Medullarfurche, sich an der Grenze des Ectoderms gegen das Mesoderm eine anscheinend structurlose Hautschicht bilde — seine Membrana prima, die an den weiteren, aus dem Ectoderm hervorgehenden Bildungen, Central-Nervensystem, Linse etc., Antheil nimmt. Da Hensen diese Membrana prima unter Umständen an erhärteten Präparaten isolirt sah, so konnte man sich die Vorstellung machen, dass diese Bildung als eine den Cuticularbildungen analoge aufzufassen wäre, d. h. als eine formlose Ausscheidung des Epithels, analog den Cuticularbildungen, also etwa als eine Basalcuticula. Dass diese Membrana prima sich beim Central-Nervensystem als äussere Grenzchicht noch später vorfindet, ist mehrfach bestätigt worden. Sie steht da mit den Radiärfasern im innigen Zusammenhang; letztere gehen continuirlich in dieselbe über.

So würden zur Zeit über die Natur der Basalmembranen folgende Ansichten neben einander bestehen, ohne dass eine Entscheidung zu Gunsten einer derselben gefallen wäre:

1) Die Basalmembran gehört zum Bindegewebe und setzt sich aus dicht aneinander gelagerten, feinen Bindegewebsfasern zusammen (Dönitz, Eberth, Kölliker etc.).

2) Die Basalmembran ist ein Endothelhäutchen mit Lücken (Quain, Watney, Drasch (?), Ranvier etc.).

3) Die Basalmembran ist eine Production des Epithels, und als solche ein structurloses Häutchen, das man berechtigt wäre, seiner Bildung nach, den Cuticulae anzuschliessen (Hensen's membrana prima).

Aus den Erfahrungen, die ich beim Studium dieser Verhältnisse gewonnen habe, glaube ich mit Recht annehmen zu dürfen, dass die Beziehungen der Basalmembran zu den Epithelzellen noch viel innigere sind, als es von Landois angenommen wurde. An vielen von mir angefertigten Schnitten sieht man nämlich, namentlich wenn die Schnittrichtung eine günstige ist, dass ausserordentlich zarte Fortsätze von den Basen der Epithelzellen ausgehen und sich in die Basalmembran einsenken. Jede Zelle geht, wie an Schnitten zu sehen ist, zum mindesten in einen Fortsatz über, der sich nach der Fläche umbiegt und in die Substanz der Basalmembran übergeht (vergl. Fig. 2 rechte Seite und die Fig. 3—10).

Es ist mir daher sehr wahrscheinlich, dass die Basalmambran aus solchen epithelialen Fortsätzen zusammengesetzt wird, und daher eher als eine epitheliale Bildung aufzufassen wäre, denn als eine Grenzschichte des reticulären Gewebes. Dieses Verhältniss der Basalmembran zum Epithel lässt sich aber fast überall nachweisen. Ich habe es deutlich gesehen an Schnitten durch den Darm vom Meerschweinchen, Hund, Katze, beim Frosch, Proteus, auch im Spiraldarm von Scyllium und Raja etc., und überall macht die Basalmembran denselben Eindruck, obwohl sie in manchen Fällen weniger stark und infolge dessen schwieriger zu analysiren ist.

Diese Auffassung der Basalmembran nähert sich derjenigen von Landois, steht aber in direktem Widerspruch zu der Angabe von E. A. Schäfer in Quain's Anatomie . . . . The epithelium seperates with the greatest readiness from the subjacent tissue, aud almost always with a simple truncate extremity, sometimes pitted but never much branched (Seite 603). Indessen sind epitheliale Fortsätze von Krause gesehen worden: die Epithellzellen verdünnen sich „und gehen in einen umgebogenen feinen Fortsatz über," . . . „Der Winkel in welchem die Umbiegung geschieht, ist an der Zottenspitze ein sehr stumpfer und die Fäden sehr kurz, an den Flanken der Zotte nähert sich derselbe einem rechten; die zwischen zwei Nachbarzotten stehenden Epithelialzellen haben wiederum kürzere Basalfortsätze. Eine deutliche, den Protoplasmafüssen anderer Cylinderzellen homologe Endanschwellung ist nicht zu erkennen" (Seite 211).

Aus Untersuchungen, die gleichzeitig mit den meinigen im hiesigen Institut stattfanden, darf ich anführen, dass nämlich das hier von mir für den Dünndarm angegebene Verhalten zwischen den basalen Zellen der äusseren Haarwurzelscheide und der Glashaut des Haarbalges besteht und ebenso sich zeigt an Schweissdrüsen. Das Drüsenepithel senkt sich gleichfalls mit seinen basalen Ausläufern in die Tunica propria. Ich kann daher Krause nicht beistimmen, wenn er an den Darmzotten die Ausläufer der Epithelzellen nur zwischen Zähnchen der Grenzschicht eingefugt sein lässt. Ich finde hier ebenso einen continuirlichen Uebergang dieser epithelialen Fäden in die Basalmembran, wie man die aufgefaserten Basen der Radiärfasern der Retina in die limitans interna, die Radiärfasern des Central-Nervensystem in die innerste Grenz-

schicht der Pia mater (membrana prima) übergehen sieht. Mit anderen Worten: ich halte die Basalmembran der Darmschleimhaut für einen Complex der aneinander gelagerten, vielleicht mit einander anastomosirenden, fadenförmigen basalen Ausläufer der Epithelzellen.

Dieser Auffassung entspricht es, dass man die Basalmembran an Dickendurchschnitten, da wo sie einige Mächtigkeit hat, fibrillär gebaut sieht. Auch die Bilder, die Drasch von isolirten Basalmembranen der Darmzotten zeichnet, stehen damit nicht in Widerspruch, namentlich wenn man sich vergegenwärtigt, dass ein so hergestelltes Präparat niemals die Basalmembran nur für sich zur Anschauung bringen wird, sondern stets noch anhaftende Gebilde des Bindegewebes aufweisen dürfte. Die Zeichnung (Fig. 3 Taf. III) von Drasch, die das Bild eines Fadengitters darstellt, harmonirt mit der Vorstellung die ich mir gemacht habe. — Wenn ich speciell auf die Basalmembran des menschlichen Dünndarms mich beziehe, so kann ich weiter sagen, dass dieselbe der Kerne nicht entbehrt. An meinen Präparaten waren letztere stets deutlich gefärbt und erschienen im Dickendurchschnitt lang-spindelförmig (Fig. 1—10 kb). In irgend einer regelmässigen Anordnung und in gleichmässigen Abständen fanden sie sich nicht, im Gegentheil, sie zeigen sich vereinzelt (Fig. 1, 2 kb), genau in der Dicke der Basalmembran gelegen, und können auf relativ beträchtlichen Strecken fehlen.

Das spricht entschieden gegen eine endotheliale Natur der in Rede stehenden Schicht. Ich fasse ihre Kerne dahin auf, dass sie einzelnen der epithelialen Fortsätze angehören.

Bei dieser Auffassung der Basalmembran würde die nächste Frage sein, ob man dieselbe sich von dem darunterliegenden Bindegewebe (adenoiden Gewebe) des Stratum proprium der Schleimhaut scharf gesondert vorzustellen habe oder nicht. Nach meinen Wahrnehmungen, die mit denen zahlreicher anderer Forscher im Einklange stehen, findet eine solche scharfe Trennung nicht statt. Es gehen feine Fäden von der Basalmembran, die sich continuirlich in das adenoide Gewebe fortsetzen (Fig. 2—10). Ueberhaupt ist die Basalmembran als schmale Grenzzone im Darm nicht continuirlich, es gibt Regionen, wo dieser Strich fehlt, und jede Abgrenzung zwischen Epithel und adenoidem Gewebe vermissen lässt (intermediäre Zone, Fig. 12 Jz), wovon später gehandelt werden soll.

Mit der obigen Auseinandersetzung wäre also ein ununterbrochener Zusammenhang zwischen dem Epithel und dem adenoiden Gewebe behauptet, und damit die Basalmembran als eine vermittelnde Zone erkannt, die sowohl dem Epithel als auch der adenoiden Substanz zugehört.

Ich bin mir wohl bewusst, dass ein solcher Ausspruch direkt gegen die herrschende Anschauung verstösst, indem damit die Gültigkeit des Lehrsatzes von der Specificität der Gewebe angefochten wird. Aber ich glaube die Thatsachen auf meiner Seite zu haben.

Ich kann die Basalmembran nicht verlassen, ohne noch eine Eigenthümlichkeit derselben zu erwähnen, die auch für die späteren Erörterungen von Wichtigkeit sein wird, — nämlich gewisser Lücken oder Oeffnungen in derselben. Eberth (l. c.) fand diese Bildungen bei der Ratte, wo der Saum bald einer durchlöcherten Haut mit Oeffnungen von 3—4 μ, bald einem von grösseren oder kleineren Maschen von 2—15 μ durchbrochenen Netzwerke glich"[1]). Kölliker vergleicht diese Lücken „den Maschen der netzförmigen Bindesubstanz"[2]). Aus dem bereits citirten Passus aus Landois' Physiologie ist es ersichtlich, dass bei ihm die Basalmembran ebenfalls durchbrochen ist. Drasch hat ähnliche Lücken auch beobachtet (l. c). Bei anderen Forschern, wie Heidenhain, Eimer, sind diese Lücken nicht besonders erwähnt. Aber der ganzen Auffassung der genannten Autoren nach müssen sie auch von ihnen angenommen werden, — Angaben die in bestem Einklange mit meiner Vorstellung stehen.

In den meisten Fällen sind sie nicht scharf umschrieben und verschiedene feine Fäserchen der Basalmembran gehen durch (vergl. Fig. 2 links und die Fig. 8, 9, 10). In Fig. 8 (Pf) ist eine solche Lücke ziemlich scharf umgrenzt und die Basalmembran hört an derselben wie abgeschnitten auf. Indessen ist, wie gesagt, ein solcher Fall ziemlich selten.

Von grosser Bedeutung ist es aber, dass durch diese Lücken gröbere und feinere, protoplasmatische Fortsätze der Epithelzellen durchgehen, welche dann mehr oder weniger tief in das adenoide

---

1) Aus Kölliker's Handbuch 5. Aufl. S. 413.

2) Daselbst.

Gewebe des Stratum proprium sich als solche hineinbegeben (vergl. Fig. 2, 8, 9, 11 Pf). Ich werde später etwas näher auf diese Gebilde eingehen. Jetzt sei nur erwähnt, dass solche Fortsätze bereits beobachtet worden sind, und zwar zunächst von Heidenhain [1]). Er sah Cylinderzellen, die längere, zuweilen mit Anschwellungen versehene Fortsätze hatten. Diese sollten hohl sein, mit den Bindegewebskörperchen anastomosiren und mit den Oeffnungen des centralen Chylusraumes communiciren. Diese Thatsache wurde von Eimer [2]) in mehreren Untersuchungen bestätigt, und auch v. Tanhoffer [3]) schloss sich diesen Arbeiten an. Landois [4]), im Anschlusse an die Anschauungen von His, Brücke und v. Basch, sagt, dass die „Stützzellen des Zottengewebes“ — „ein spongiöses Hohlraumsystem umgeben, „innerhalb dessen sehr weiche Stromazellen mit dunklem, runden Kern und spärlichem, sowie sehr zarten und weichen Protoplasmakörper liegen.“ . . . . „Die Zellen stehen als hüllenlose echte Amöboidzellen mit einander und mit dem Protoplasma der Epithelien in Verbindung . . . Also ist Epithelhülle (vergl. den Seite 502 angeführten Passus) mit Bindegewebskörperchen der Zotte der Stützapparat; — Epithelzelleninhalt und anastomosirende Stromazellen sind die activen Fortbeweger der aufgenommenen Fettkörnchen.“

In einem im Jahre 1885 erschienenen Aufsatze [5]) erweitert Eimer seine früheren Anschauungen. „Es ist unzweifelhaft“, sagt er, dass ein aus untereinander verbundenen Zellen bestehendes, durch Ausläufer einerseits mit den Epithelzellen, andrerseits mit dem centralen Chylusgefäss in Verbindung stehendes „adenoides“ Gewebe als Strasse für die Bewegung der Nährstoffe, besonders des Fettes, dient.“ Es besteht nach Eimer „eine beständige Verbindung der Epithelialzellen mit den Bindegewebszellen der Schleimhaut. Dabei“, fährt Eimer fort, „braucht man aber nicht an ein festes Röhrensystem zu denken. Die Voraussetzung protoplasmatisch weicher Zellen und entsprechend beschaffener Ver-

---

1) Heidenhain, Moleschott's Untersuchungen Bd. 4.

2) Eimer, Virchow's Archiv Bd. 48.

3) v. Tanhoffer, Beiträge zur Fettresorption und der histologischen Struktur der Dünndarmzellen. Pflüger's Arch. VIII. Bd. 1874.

4) Landois, l. c. p. 358—359.

5) Eimer, Neue und alte Mittheilungen über Fettresorption im Dünndarm und Dickdarm. Biologisches Centralblatt Bd. 4, 1885, p. 580.

bindungsfäden wird allein unserer heutigen Auffassung gerecht werden können. In seinem neuen Lehrbuche erwähnt diese Fortsätze auch Stöhr[1]), versieht aber den betreffenden Passus mit einem Fragezeichen. „Das untere Ende (der Zellen) läuft oft fein zugespitzt aus, sagt Stöhr, und soll tief in das Gewebe der Tunica propria hineinreichen (?)". — Es ist ohne Frage, dass diese Fortsätze nicht leicht zu beobachten sind. An isolirten Zellen sind sie abgerissen und an Schnitten selten ihrer Länge nach getroffen.

Wenn ich mich auch nicht den citirten Angaben zahlreicher Autoren in allen Einzelheiten anzuschliessen vermag, was ich namentlich gegenüber den älteren sagen möchte, bei denen ja eine von der heutigen ganz abweichende Auffassung der Zelle noch Geltung hatte, so acceptire ich sie doch auf Grund eigener Erfahrungen insoweit, als dieselben eine scharfe Trennung des Epithels resp. der Basalmembran von dem darunter gelegenen Gewebe leugnen, vielmehr einen ausgedehnten Zusammenhang herstellen — diese die Grenze passirenden Fortsätze.

An meinen Präparaten bestehen diese Fortsätze aus granulirtem Protoplasma, welches continuirlich mit dem Protoplasma der betreffenden Epithelzelle zusammenhängt, und auch bei der angewandten Doppelfärbung genau dieselbe Tinction annimmt. Diese Fortsätze sind an Schnitten verschieden lang und auch verschieden breit, zeigen jedoch stets nach ihrem Durchtritt durch die Basalmembran Verästelungen, und machen überhaupt mehr den Eindruck von pseudopodienartigen Bildungen, denn von starren Fäden. Oft bergen solche Fortsätze auch Kerne, die mehr oder weniger den Kernen der Leucocyten ähnlich sehen und in der Umgebung des Kernes gehen fast immer nach allen Seiten feine Aestchen aus (vergl. Fig. 7, 8, 9, 11, 17).

Ich will weiter unten auf diese Bildungen zurückkommen und wende mich jetzt zur Betrachtung der Kerne der Epithelzellen. Ich stelle der Kürze halber gleich die Bezeichnungen voran, die ich für die zwei verschiedenartigen Kerne der Epithelzellen im Nachfolgenden gebrauchen will. Ich unterscheide Primärkern und Secundärkern. Unter ersterem verstehe ich die bisher allgemein beschriebenen, typischen Kerne des Darmepithels, unter Secundärkern dagegen Kernformen, die an meinem Objecte in

1) Stöhr, Lehrbuch der Histologie etc. Jena 1885, p. 129.

grosser Ausdehnung in Epithelzellen sich fanden und wahrscheinlich nicht constant sind, sondern von der Verdauungsphase und dem Ernährungszustand der Epithelzellen abzuhängen scheinen. Ich weise hierbei noch darauf hin, dass der gesunde Mann, dem das Object entnommen war, 12 Stunden vorher eine reichliche Mahlzeit zu sich genommen hatte.

Was zunächst die Primärkerne angeht, so habe ich über ihre Lagerung im Grossen und Ganzen zu dem allgemein Bekannten nichts Besonderes hinzuzufügen. Sie liegen meistens in der Mitte der Zelle, häufig in ihrem basalen Drittel, nur selten näher dem cuticularen Saume. Mit Safranin gefärbt, zeigen sie deutlich ihre feine Kernmembran, ein Kernnetz und eine variabele Anzahl gröberer Nucleolen (vergl. die Fig. 1—11 Pk). Von den Secundärkernen unterscheiden sie sich durch ihre stets mehr oder weniger ellyptische Form, durch eine geringere Condensation ihres Chromatins, wodurch der ganze Kern schön durchsichtig erscheint und bequem zu analysiren ist. Ausserdem sind die Primärkerne immer beinahe um das doppelte grösser als die Secundärkerne, welche letzteren sich stets mehr oder weniger der Kugelform nähern. Das Chromatin der Secundärkerne ist bedeutend verdichtet, auch ihre Kernmembran ziemlich derb. Sie färben sich sehr intensiv, und sind schon dadurch bei einer schwachen Vergrösserung leicht zu erkennen (vergl. Fig. 1). Ihre Anzahl ist grossen Schwankungen unterworfen. Man trifft Stellen an den Präparaten, wo sie geradezu in jeder Epithelzelle vorhanden sind; jedoch sah ich nur sehr selten zwei Secundärkerne in einer Zelle. Ihre Lage in den Zellen ist keine constante: sie kommen meistens am basalen Ende der Zellen vor, oft einem Primärkerne anliegend, oft sogar diesem seitlich angeschlossen (vergl. Fig. 3, 4, 6 Sk). Seltener sieht man einen Secundärkern zwischen dem cuticularen Saume und dem Primärkern liegen (Fig. 16), und niemals sah ich einen Secundärkern im Saume selbst oder gar ausserhalb desselben im Darmlumen [1]), ebensowenig in den flaschenförmigen Krypten über den Lymphknoten.

---

1) Den Vorwurf, dass solche, nahe dem cuticularen Saume im Darmlumen sich findenden Kerne resp. Leucocyten durch die Präparation weggeschwemmt worden sind, muss ich zurückweisen, da alle Schnitte v o r d e m F ä r b e n mit Eiweiss auf die Objectträger aufgeklebt wurden.

Da ich über die Herkunft der Kerne ins Klare zu kommen suchte und sie in den Epithelzellen fand, so musste die Vorstellung, dass sie Kerne der auf der Durchwanderung begriffenen Leucocyten seien, höchst anfechtbar erscheinen.

Die Vermuthung aber, dass die Secundärkerne in irgend welchen genetischen Beziehungen zu den Primärkernen stünden, lag nahe.

In dieser Hinsicht muss ich aber den bestimmten Ausspruch voranstellen, dass an meinen sämmtlichen, zahlreichen Präparaten aus dem menschlichen Darme, die mit der grössten Gewissenhaftigkeit durchmustert wurden, auch nicht ein einziges Mal ein Primärkern irgend eine Phase mitotischer Theilung zeigte. Ich kann mit voller Sicherheit sagen, dass sämmtliche Primärkerne dieses Darmepithels ruhend waren. Unter diesen Verhältnissen musste auf alle Erscheinungen, die etwa einer direkten Kerntheilung das Wort redeten, besonders geachtet werden. Was ich sah, aber selten, ist Folgendes:

Durchmustert man mit Aufmerksamkeit die Primärkerne an einem Präparat, so findet man an ihnen nicht gerade selten ziemlich bedeutende Abweichungen von der normalen, d. h. ovalen Form. Manche von ihnen zeigen eine eigenthümliche, langgestreckte Gestalt (Fig. 4, 11 Pk). Häufig ist an einem solchen Kerne die Mitte eingeschnürt, so dass er dann biscuitförmig erscheint (Fig. 3 Pk^2). Andere Kerne behalten im Grossen und Ganzen ihre gewöhnliche Form, zeigen aber an einem Ende, gleichgiltig an welchem, eine mehr oder weniger tiefgreifende Einschnürung (Fig. 3 Pk^1). Dabei ist zu bemerken, dass der sich gleichsam abschnürende Theil des Kernes dunkler gefärbt erscheint. Es sieht so aus, als ob das Chromatin nach dem einen Ende des Kernes sich concentrire und die dunklere Färbung bedinge (vergl. Fig. 3 Pk^1). Es kommt auch vor, dass mehrere solche Einschnürungen an einem Kerne vorhanden sind (Fig. 8 Pk^1). In diesem Falle erscheint der ganze Kern etwas dunkler tingirt, als die Kerne der Nachbarzellen. Auch ist er etwas kleiner und lässt daher vermuthen, dass er sich contrahirt hat, wodurch eine Condensation des Chromatins eingetreten ist. Den mit Pk bezeichneten Kern der Fig. 6 könnte man als ein weiter vorgeschrittenes Stadium des eben betrachteten Kernes ansehen. Der linken, etwas concaven Seite des Kernes ist ein charakteristisch gefärbter Secundärkern (Fig. 6 Sk) ange-

lagert. Der Primärkern zeigt aber an seinem konvexen Rande eine, ihn beinah ganz halbirende Einschnürung. Am häufigsten sind solche Bilder zu sehen, bei welchen der langgestreckte Kern an seinem basalen Ende einen Secundärkern ansitzen hat (Fig. 4). In der Fig. 7 enthält die rechte Zelle zwei neben einander liegende Kerne (Pks[1] und Pks[2]). Aus ihrer Configuration und gegenseitiger Lagerung könnte man schliessen, dass sie aus der Theilung des ursprünglichen Primärkernes hervorgegangen seien. Beide Hälften haben indessen nicht den Charakter der Secundärkerne angenommen, obwohl ihre Färbung bereits eine intensivere ist. In der rechten Zelle der Fig. 5 sind ebenfalls zwei Kerne vorhanden, die schon viel weiter von einander abstehen und in ihrer Beschaffenheit einen intermediären Zustand repräsentiren, — man kann von ihnen nicht sagen, ob sie Primär- oder Secundärkerne sind. In der mittleren Zelle der Fig. 10 sind endlich zwei Kerne vorhanden, welche mit den Secundärkernen eine ausserordentliche Aehnlichkeit haben. Sie sind von unregelmässiger Gestalt, dicht erfüllt mit Chromatin. In diesem Falle wäre also ein Primärkern nicht vorhanden. Zuletzt möchte ich noch auf den Secundärkern in der mittleren Zelle der Fig. 9 (Sk) aufmerksam machen. Er ist am basalen Ende der Zelle gelagert, besitzt eine Flaschenform, wobei sein Hals durch eine Lücke der Basalmembran hindurchgetreten ist. Neben dem Secundärkerne ist in der betreffenden Zelle ein vollkommen normal ausgebildeter Primärkern vorhanden.

Das hier vorgeführte Verhalten der Primärkerne genügt noch nicht, die Secundärkerne durch direkte Kerntheilung von den Primärkernen mit Sicherheit herzuleiten, und so bleibt für mich die Entstehungsweise der Secundärkerne noch dunkel.

Dass überhaupt auf diesem Gebiete, d. h. auf dem Gebiete der Entstehung neuer Kerne nicht durch den gewöhnlichen Modus der Mitose noch Aufschlüsse zu erwarten sind, bezeugen einige neuere Untersuchungen, welche ich deshalb wohl nicht unerwähnt lassen darf.

Für eine direkte Theilung der Kerne ist zunächst eine Arbeit von Blochmann anzuführen, der mit der grössten Sicherheit diesen Vorgang in der Embryonalhülle des Scorpions constatiren konnte[1]). Er sah zwei von einander weit abstehende Kerne, die

1) F. Blochmann, Ueber direkte Kerntheilung in der Embryonalhülle der Scorpione. Morphologisches Jahrbuch Bd. X, 1884.

mit einem langen, zwischen ihnen ausgespannten, chromatischen Faden verbunden waren (vergl. seine Fig. 4 und 5). Seine Angaben und Figuren erscheinen mir vollkommen zuverlässig, weshalb ich auch seine Untersuchung hier an erster Stelle anführe. Weniger bestimmt sind die Angaben von Frenzel[1]) und Kückenthal[2]). Ersterer will im Mitteldarm der Crustaceen und verschiedener Insekten in den Ersatzzellen eine direkte Kerntheilung gefunden haben. Kückenthal glaubt an den Lymphzellen von Tubifex denselben Vorgang nachweisen zu können.

Zahlreiche Arbeiten liegen vor über Knospungen der Kerne.

Fol[3]) hat an Ascidieneiern beobachtet; dass die Kerne der das Ei umgebenden Follikelzellen durch eine Knospenbildung des Keimbläschens entstehen, während das Protoplasma dieser Zellen aus dem, das Keimbläschen umgebenden Eiprotoplasma gebildet wird. Hier schliessen sich auch die Untersuchungen Balbiani's[4]) an. Blochmann sah an den Eiern von Ameisen und Wespen einen ähnlichen Vorgang. „Bei etwas älteren Eiern", sagt derselbe, „finden sich an der Kernmembran zarte knötchenförmige Verdichtungen, welche, allmählich grösser werdend, sich ablösen und selbst Bläschengestalt annehmen. In demselben Maasse, wie dieser Process der Ablösung von neuen Kernen fortschreitet, wird der ursprüngliche Kern allmählich kleiner, so dass bei Eiern ungefähr aus der Mitte der Eiröhre ein Haufen von dicht zusammengedrängten kleinen Kernen an Stelle des ursprünglichen sich finden"[6]).

---

1) Frenzel, Einiges über den Mitteldarm der Insekten etc. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 26, Heft 2, p. 229.

2) Kückenthal, Ueber die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 18. N. F. Bd. XI, p. 319.

3) Fol, Hermann, Sur la formation des oeufs chez les Ascidiens. Journal de Micrographie. 1re année, Nr. 7, p. 281, 1877. Derselbe, Sur l'oeuf et ses enveloppes chez les tuniciers. Recueil de Zoologie Suisse. 1re Série, tome I, p. 91, 1884.

4) Balbiani, Sur l'origine des cellules du follicule et du noyeau vitellin etc. Zool. Anz. Nr. 155 et 156.

5) Blochmann, Ueber eine Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen. Verhandl. des Naturhist.-Med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 3. Heft 3. Vergl. auch F. Blochmann, Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Heidelberg 1886.

6) Seite 243 der ersten Arbeit (vergl. Anm. 3).

Hierher gehören auch die interessanten Untersuchungen von Will[1]). — An anderen Orten fand man auch nicht selten solche vom Kern sich ablösende Knospen. Nissen[2]) hat in der secernirenden Milchdrüse vom Kern sich abschnürende Theilstückchen beobachtet, die sammt einem Theil des Protoplasmas der Zelle in das Lumen der Drüse entleert wurden und das in der Milch chemisch nachgewiesene Nuclein lieferten.

Bei der Spermatogenese endlich hat man oft „Nebenkerne“ gesehen. Ich verweise auf die bekannten Arbeiten von Bütschli, La Valette St. George und auch auf die Untersuchung Platner's[3]). Letzterer hat in der Zwitterdrüse von Helix sich Nebenkerne vom „Hauptkerne“ abschnüren sehen. Bei der darauf folgenden Mitose des Hauptkernes wurde der Nebenkern wieder in denselben aufgenommen. Später aber bei der Bildung des Spermatozoons wurde der Nebenkern zur Bildung der spiraligen Hülle desselben verwendet. — Die bisher genannten Arbeiten schildern also entweder eine direkte Kerntheilung oder eine Knospenbildung der Kerne, stehen dabei in vollem Einklang mit dem Satze: „omnis nucleus e nucleo.“

Anders verhält es sich mit der sog. „freien Kernbildung“. Hier hat der obige Satz keine Gültigkeit, — es bilden sich, auf eine bis jetzt noch wenig bekannte Weise, Kerne im Protoplasma der Zelle, entstehen also unabhängig vom ursprünglichen Kern derselben, wie man sich auszudrücken pflegt, „frei“. Nachdem nun die mitotische Form der Kerntheilung entdeckt wurde und ihre Geltung für weitere Gebiete nachgewiesen werden konnte, trat die Theorie der freien Kernbildung ganz in den Hintergrund, wurde für unwahrscheinlich gehalten und auch von manchen ihrer früheren Anhänger verlassen. „Für freie Kernbildung im Pflanzenreiche“, sagt Strasburger[4]) in der 3. Auflage seines

---

1) Will, Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insecten. Zool. Anzeiger Nr. 167. Derselbe, Oogenetische Studien I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII, 2. Heft, 1886.

2) Nissen, Ueber das Verhalten der Kerne in den Milchdrüsen bei der Absonderung, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26, H. 3, p. 337—342.

3) Platner, Gustav, Ueber die Entstehung des Nebenkernes und seine Beziehungen zur Kerntheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26, H. III, p. 343.

4) Ueber Zellbildung und Zelltheilung 1880. 3. Auflage, p. 321.

Werkes „wissen wir Beispiele nicht mehr anzuführen und enthalten uns einer Besprechung der im Thierreiche noch gültigen Fälle, weil dieselben erst weiterhin sicher zu stellen sind". — Ich kann mich umsoweniger denjenigen Forschern anschliessen, welche die freie Kernbildung leugnen, als ich selbst in der letzten Zeit Gelegenheit hatte, dieselbe an Ascidieneiern zu studiren. Ich behalte es mir vor, das Nähere meiner Untersuchungen später mitzutheilen, möchte indessen hier noch einige andere Angaben in Bezug auf diesen Gegenstand anführen.

Kupffer hat an mehreren Stellen freie Kernbildung angegeben und war der erste, der diesen Modus bei der Entstehung der sog. Testazellen der Ascidien beobachtete. „Es ist völlig sicher", sagt Kupffer, „dass an diesen Eiern[1]) noch vor der Befruchtungsreife des Dotters, die durch eine röthliche Farbe gekennzeichnet ist, also während er noch gelb erscheint, an seiner Oberfläche sich Zellen aus einer vom Dotter selbst stammenden Protoplasmaschicht bilden, eben jene Testazellen. . . . . Es liegt hier wieder ein Beispiel von freier Zellbildung vor"[2]). Diesen Untersuchungen Kupffer's haben sich viele Forscher angeschlossen, ich erwähne Metschnikoff[3]), Semper[4]), Fol[5]) und Sabatier[6]). Nach letzterem Forscher entstehen, wie die Kerne der Testazellen so auch die der Follikelzellen durch eine Condensation der in feinsten Körnchen im Eiprotoplasma zerstreuten, färbbaren Substanz[7]). Endlich möchte ich noch auf eine jüngst erschienene Arbeit von Henking[8]) hinweisen. Hier will Verfasser nachzuweisen versuchen, dass der Ei-

1) Eier von Ascidia canina.

2) Kupffer, Die Stammesverwandtschaft der Ascidien und Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 6, p. 123, 124, 1870.

3) Metschnikoff, E., Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXII, p. 339, 1872.

4) Semper, Verhandl. d. phys.-med. Gesellschaft in Würzburg Bd. VII, VIII n. F., p. 6, 1873. Derselbe, Ueber die Entstehung d. geschichteten Cellulose-Epidermis d. Ascidien. Arbeit. a. d. zool.-zoot. Institut. Würzburg 1874, p. 4.

5) Fol in den beiden citirten Abhandlungen.

6) Sabatier, A., Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les tuniciers. Recueil de Zoologie Suisse. 1re Serie, T. I, 1884, p. 421.

7) l. c. p. 447.

8) Henking, Untersuchungen über die Entwicklung der Phalangiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45, H. I, 1886, p. 86.

kern nach Abgabe der Richtungskörperchen völlig schwindet und der weibliche Vorkern später durch freie Kernbildung im Eiprotoplasma entsteht.

Nach der Vorführung aller dieser Angaben, welche geeignet sein dürften, ein Licht auf die möglichen Entstehungsweisen der geschilderten Secundärkerne des Darmepithels zu werfen, kehre ich zu den letzteren zurück, und da entsteht zuerst die Frage, was aus diesen Gebilden wird.

Zweifelhaft kann es nicht sein, dass das zahlreiche Vorkommen derselben nicht constant ist. Sie schwinden aus dem Epithel. Dass sie sich in der Epithelzelle auflösen oder vertheilen, ist unwahrscheinlich. Das Wahrscheinlichere ist ihre Elimination, — und da bieten sich zwei Wege — entweder sie treten in's Darmlumen über, oder aber sie gelangen in's Stratum proprium. So steht diese Beobachtung vielleicht in Connex mit den Erscheinungen, die Stöhr gesehen und beschrieben hat. Vielleicht findet beides statt, vielleicht nach beiden Seiten hin. Ich muss nun behaupten, dass mir sehr wenig für die Annahme zu sprechen scheint, dass diese Kerne, sei es activ, sei es passiv, das Epithel in der Richtung zum Darmlumen hin verlassen. Ich wüsste für diese Anschauung nichts Anderes anzuführen, als dass sie, wenn auch nicht häufig, gegen das freie Ende der Epithelzelle hin zwischen dem Primärkerne und dem Cuticularsaume gelegen sind. Niemals hingegen sah ich einen Secundärkern im cuticularen Saume liegen, nie auch zwischen den Epithelzellen, in der Nähe ihrer freien Enden. So muss also an den zweiten Weg gedacht werden, und für diese Annahme spricht sehr Vieles: Die Epithelzellen erstrecken sich durch fadenförmige Anschwellungen zeigende Fortsätze, sei es direkt durch die Lücken der Basalmembran, sei es durch Vermittelung des Fadenwerkes der letzteren in den Bereich des Stratum proprium der Schleimhaut. Diese Fäden enthalten vielfach Kerne, die in jeder Beziehung mit den erwähnten des Epithels übereinstimmen. Ferner, die zunächst gelegenen Leucocyten zeigen Kerne, welche nach Grösse, Beschaffenheit, Tinktionsfähigkeit von den Secundärkernen des Epithels und von den Kernen in den fadenförmigen Fortsätzen der Epithelzellen gar nicht unterschieden werden können. Ich spreche es also ohne Rückhalt aus, dass ich genetische Beziehungen zwischen den Leucocyten und dem Epithel annehme, wobei die kern-

haltigen Fortsätze der Epithelzellen das Mittelglied abgeben, indem die Leucocyten sich von denselben abschnüren. Das also wäre, meiner Meinung nach, die Weise, wie die Secundärkerne der Epithelzellen zur Verwendung kommen, das der Weg, auf dem sie das Epithel verlassen.

Der Vorgang der Bildung von Wanderzellen vom Epithel aus darf uns nicht befremden, da derselbe im Thierreiche, bei der Entwickelung niederer Metazoen bis hinauf zu den Vertebraten, ausserordentlich verbreitet ist [1]. Ich darf wohl daran erinnern, dass jedes Mesenchym dadurch entsteht, dass Zellen aus dem Verbande eines epithelial angeordneten, primären Keimblattes sich ablösen. Ferner Beispiele, wo Zellen zuerst amöboid wandern, dann sich zu einer epithelialen Schicht ordnen, von welcher wiederum mehrere Zellen auswandern und zu Wanderzellen werden, giebt es auch [2]. Solche Beispiele liesen sich beliebig vermehren und weisen sämmtlich darauf hin, dass die Lehre, die das Epithel von den Wanderzellen scharf sondert, mindestens keine embryologische Basis hat [3].

Wenn also es nachgewiesen ist, dass epitheliale Zellen aus ihrem Verbande sich lösen können und zu Wanderzellen werden, so wird daher auch der hier beschriebene Vorgang weniger befremdend erscheinen. Denn in letzter Instanz müssen wir denselben als eine Zelltheilung auffassen, wobei das eine Theilstück als Epithelzelle weiter besteht, das andere aber zu einer Wanderzelle geworden ist. Ob nun die Epithelzelle selbst zu einer Wanderzelle wird, indem sie sich aus dem Verbande anderer, gleichartiger ausschaltet, oder eine Wanderzelle durch Theilung producirt, ist für die Beurtheilung dieses Vorganges von sehr geringem Belang.

Die Bildung der Leucocyten vom Darmepithel aus dürfte keine geringe Bedeutung beanspruchen für den Vorgang der Re-

---

1) Vergl. die Monographien und die Coelomtheorie von Oscar und Richard Hertwig.

2) Siehe z. B. A. Korotneff, Embryologie von Gryllotalpa. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI, 1885.

3) Vergl. auch das Kapitel I in Kleinenberg's „Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 24, 1886.

sorption der Nahrung, namentlich des Fettes. Die Epithelzellen würden auf diese Weise am einfachsten ihre aufgenommene Nahrung dem Blutkreislaufe übergeben können.

Ich will diese Ansicht auf folgende Weise zu motiviren versuchen:

Zuerst hat nämlich Eimer[1]) den Gedanken einer „interepithelialen Resorption" ausgesprochen. Durch den Nachweis Stöhr's, dass zwischen den Epithelzellen sich zahllose Leucocyten fanden, enstand die Hypothese, dass die Leucocyten allein bei der Fettresorption thätig seien. Wiedersheim[2]) und Zawarykin[3]) glaubten nun, dass die Leucocyten feine, bis in's Darmlumen reichende Fortsätze zwischen die Epithelzellen aussenden, auf diese Weise Fett in sich aufnehmen und dann wieder sich in das Gewebe der Zotte zurückziehen. Diese Anschauung harmonirt mit der Thatsache nicht, dass von vielen Beobachtern, auch von Wiedersheim, Fett resp. feinkörnige, künstlich in den Darm eingeführten Farbstoffe in den Epithelzellen selbst gefunden worden sind. In seiner mehrfach citirten, 1885 erschienenen Schrift hat Eimer seine früheren Ansichten verlassen, und gibt an, dass er „feinste Fetttröpfchen in ungemein langen Ausläufern isolirter Epithelzellen" fand [4]).

Wenn aber Fettpartikelchen in den Epithelzellen und ihren Ausläufern, auch in Leucocyten gesehen worden sind, so scheint mir jezt die Deutung die nächstliegende zu sein, dass der fetthaltige Leucocyt ein Abkömmling des Epithels ist. Daher letzteres als Fett- oder Nahrungsstoffträger aufgefasst werden kann.

---

1) Eimer, Ueber die Wege des Fettes in der Darmschleimhaut bei seiner Verdauung 1869.

2) Wiedersheim, Festschrift der 56. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Freiburg i. Br.

3) Zawarykin, Ueber die Fettresorption im Dünndarm. Pflüger's Archiv Bd. XXXI, 1883.

4) Eimer, Biol. Centr. l. c. p. 589. Vergl. auch die neueren Untersuchungen über intracelluläre Verdauung von Metschnikoff, Du Plessis, Graff etc. Von Interesse ist es unter Anderem, dass einige Coelenteraten befähigt sind durch ihre Ectodermzellen Nahrung aufzunehmen. Siehe Metschnikoff, Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung, in Arb. des Zool. Instit. zu Wien. Bd. V, 1883, und Derselbe, Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886.

Nach allem Geschilderten sind auch die Annahmen von präformirten oder intercellulären Wegen der Resorption überflüssig.

Das wichtigste Gebilde bei der Nahrungsaufnahme ist die Epithelzelle selbst. Sie spielt, meiner Meinung nach, nicht die passive Rolle eines Filters. Sie resorbirt den Chymus, zunächst zur eigenen Ernährung, producirt Secundärkerne, producirt Fortsätze, in welche die Secundärkerne hineinrücken und schnürt von diesen Fortsätzen Leucocyten ab, die als Träger des von der Epithelzelle aufgenommenen Nährmaterials in die Lymph- und Blutgefässe übergeführt werden.

Nach diesen Erörterungen verlasse ich das verhältnissmässig einfache Verhalten der Epithelien zur adenoiden Substanz, wie es eben vom Jejunum des Menschen beschrieben wurde, und gehe zu complicirteren Gestaltungen über, wie sie uns an den Lymphknoten des Darmes entgegentreten.

2.

Ich wende mich zur Schilderung eines Objectes, das mir in Beziehung des Verhaltens des Epithels zum adenoiden Gewebe in den Lymphknoten die besten Resultate gegeben hat, nämlich zum Processus vermiformis des Meerschweinchens.

Hat man den betreffenden Darmabschnitt des Thieres mit der Conservirungsflüssigkeit mässig injicirt (Chrom-Osmium-Essigsäure), so gewahrt man von Stelle zu Stelle unregelmässig zerstreute, erhabene Felder, welche sämmtlich mit einer Anzahl kleiner Grübchen, den sog. Krypten [1]) versehen sind. Die Fig. 14 stellt einen Durchschnitt durch eine solche Krypte dar.

Man sieht aus dieser Figur, dass sich das Epithel im Wesentlichen ebenso verhält, wie das vom Dünndarm des Menschen beschriebene. Es möge hier bemerkt werden, dass sich die vom Meerschweinchen benutzten Dickdarmtheile auch in der Phase voller Thätigkeit befanden. Denn in allen Fällen handelt es sich um

---

1) Wir haben es hier mit einer Peyer'schen Plaque zu thun. Ich bemerke im Voraus, dass ich an den Lymphknoten hier eine scharfe Sonderung in ein „Keimcentrum" und „eine dichtzellige Rindenmasse" nicht fand, habe aber an menschlichen Lymphknoten das von Flemming geschilderte Verhalten sehr ausgeprägt gesehen und kann daher seine Angaben in vollem Sinne bestätigen. Vergl. Flemming, Studien über Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24, 1885, p. 50.

Thiere, deren Darm resp. Processus vermiformis mit Inhalt erfüllt war. Man sieht auf den ersten Blick im Epithel Primärkerne und Secundärkerne. Letztere vielleicht nicht so zahlreich als am Jejunum des Menschen. Die Secundärkerne liegen theils unterhalb, theils oberhalb der Primärkerne und in zahlreichen Fällen konnte mit voller Sicherheit constatirt werden, dass die Secundärkerne im innern der Zelle selbst ihre Lage hatten (vergl. Fig. 15 Sk). Indessen boten sich nicht selten auch Bilder, die über die Lagerungsweise dieser Elemente im Verhältniss zu den Zellen nicht so sichere Aufschlüsse gaben, wo es vielmehr schien, als käme dem Secundärkern eine intercelluläre Lage zu (vergl. Fig. 16 u. 17 Sk). In diesen Fällen umgiebt den Kern ein heller Hof (Fig. 14 Sk, 16 und 17 El), der in den Bereich je zweier benachbarten Zellen hineingreift. Der Hof erscheint wie eine Flüssigkeitsvacuole, aber intermediär gelagert.

Verfolgt man das Epithel gegen den Boden der Krypte (Fig. 14 Bk), so wird es unregelmässiger, sowohl nach der Gestalt der Zellen, als namentlich nach der Lagerungsweise der Primärkerne. Sie liegen nicht wie am Darme in annähernd einfacher Reihe, sondern stellen sich an benachbarten Zellen in verschiedener Höhe und zeigen, zugleich auffallende Differenzen in Gestalt, Grösse und Tinktionsfähigkeit, so zwar, dass die Differenz zwischen Primär- und Secundärkern in dieser Region sich ausgleicht (vergl. Fig. 13. 1, 2, 3, 4). Diesem differenten Verhalten zwischen dem Epithel ausserhalb der Krypta und am Kryptenhalse einerseits, andererseits aber am Boden der Krypta entspricht auch ein differentes Verhalten der untern Grenze des Epithels. Während bis in die Nähe des Bodens eine Basalmembran deutlich wahrzunehmen ist, mit in dieselbe eingelagerten, im Durchschnitt lang-spindelförmigen Kernen (Fig. 14 Bm, Kb), schwindet die Basalmembran gegen den Boden der Krypta hin und wird durch eine breite Zone vertreten, die ich als intermediäre Zone bezeichnen will (vergl. Fig. 12, 13, 14 Jz.). Die intermediäre Zone erscheint als ein weitmaschiges Netzwerk protoplasmatischer Fäden, das von Ausläufern der Epithelzellen gebildet wird. Breite, lappenförmige und feine pseudopodienartige Fortsätze des Protoplasmaleibes der Epithelzellen streben hier einander entgegen, verbinden sich und setzen sich dann weiterhin gegen den Lymphknoten in das Reticulum desselben continuirlich fort (Fig. 12).

Es hat hier thatsächlich jede Grenze zwischen Epithel und lymphoidem Gewebe aufgehört.

Verfolgt man die Basalmembran von der Seite her gegen diese Region, so sieht man, was der oben dargelegten Auffassung von der Natur der Basalmembran durchaus entspricht, dieselbe sich gleichfalls in Fäden auflösen und in das erwähnte Netzwerk der intermediären Zone continuirlich sich fortsetzen (Fig. 12 Bm). Ebensowenig als zwischen Zellen und Fadenwerk lässt sich an den Kernen eine scharfe Sonderung beobachten. Die intermediäre Zone enthält Kerne aller Art, grosse Primärkerne, kleinere von demselben Aussehen, längliche Kerne, wie sie in der Basalmembran sich zeigen, und endlich kleine chromatinreiche Secundärkerne, bis dann am Lymphknötchen selbst die kleineren Kerne überwiegen.

Zeigen sich nun auch an den grossen Kernen der intermediären Zone hie und da Einschnürungen, so bleibt die Frage der genetischen Beziehung zwischen grossen und kleinen Primär- und Secundärkernen auch nach diesem Objecte dunkel und unentschieden. — Auf den Mangel an mitotischen Figuren im Epithel sowohl, wie in der intermediären Zone muss ich um so mehr hinweisen, als ich andererseits im Stande gewesen bin Flemming's Angabe (l. c.) vom Vorkommen zahlreicher Mitosen im Keimlager der Follikelknötchen, namentlich des menschlichen Darmes zu bestätigen.

Die Verhältnisse wie sie sich nach dieser Darstellung in der nächsten Umgebung eines wohlentwickelten Follikelknötchens finden, gegen welches von der Oberfläche der Schleimhaut eine flaschenförmige Krypta sich einsenkt, bieten nichts durchaus Eigenartiges im Vergleich zu anderen Darmpartien, in denen man Follikelknötchen im gebräuchlichen Sinne nicht antrifft, wo vielmehr die Lymphzellen zerstreut lagern.

Nicht jeder Lymphknoten zeigt eine Krypta, nicht einmal die Mehrzahl der „solitären Follikel", geschweige denn die der Peyer'schen Plaques. Es gibt viele derselben, die das Epithel an der Stelle ihrer Lagerung gewölbt emporheben, ohne dass auch nur eine Andeutung einer Grube auf dem Scheitel der Erhebung sich fände. Von der gleichmässigen Infiltration des Gewebes mit Lymphzellen, bis zu den mit einer ausgeprägten Krypta versehenen Lymphknotenbildungen, gibt es allmähliche Uebergänge. Als die ausgeprägteste Erscheinung dieser Art wird man die mit der Krypta combinirten Lymphknoten

ansehen dürfen, und so zeigt denn diese Form, wie sie in den Figg. 12, 13, 14 zur Darstellung kam, die Beziehungen zwischen Epithel und lymphoidem Gewebe, wie ich sie vom Jejunum des Menschen geschildert habe, am allerdeutlichsten.

Bot dort die Membrana basilaris noch eine Grenze, so schwindet diese hier total. Die intermediäre Zone tritt an Stelle derselben, die Continuität zwischen Epithel und lymphoidem Gewebe liegt klar vor Augen, und der Uebergang der sich auffaserden Basalmembran in das Netzwerk der intermediären Zone bestätigt, was über die Natur jener Basalmembran früher gesagt war. Ich möchte die intermediäre Zone geradezu als die aufgelockerte, in der Richtung der Tiefe ausgebreitete Basalmembran nennen. Die Zellenfortsätze die in der Basalmembran parallel der Oberfläche sich lagern und dicht aneinander gedrängt sind, haben hier eine überwiegend vertikale Richtung.

Der Schluss scheint mir nahe zu liegen, dass der ausgeprägte Lymphknoten der Darmschleimhaut als eine Localität aufzufassen ist, in welcher die Bildung lymphoider Zellen aus dem Darmepithel mit besonderer Energie vor sich geht.

3.

Garbini, der jüngst eine Notiz über die Lymphknoten des Coecum des Meerschweinchens veröffentlicht hat [1]), weicht in der Deutung der Erscheinungen von mir ab. Er gibt an [2]), dass das

---

1) Adriano Garbini, Note istiologiche sopra alcune parti dell' apparecchio digerente nella Cavia e nel Gatto. Estrado del Vol. LXIII. Serie III dell' Accademia di Agricoltura Asti e Commercio di Verona.

2) „La struttura dell' epitelio, che riveste l'infundibolo e le pareti della cavità follicolare, é identica a quella dell' epitelio intestinale: quella, civè di un epitelio stratificato, ... e nel quale si possono distinguere bene tre strati di cellule come nell epitelio cilindrico rivestente la laringe del cavallo . . . . . Ma, fra lgi spazî interstiziali di questo parte d'epitelio, trovansi degli elementi istiologici sparsi irregolamente e di forma sferica; hanno un diametro di circa μ 20, un nucleo sferico misurante μ 9,4, ed un protoplasma granuloso“ [cellule folliculari] . . . . . „Nei punti per altro, in cui esistono le piccole cavità follicolari, e precisamente sotto l'epitelio stratificato, che tappezza il fondo di dette cavità, si trovano mescolate alle cellule linfoidi molte cellule folliculari, le quali formano come un sottostrato all' epitelio stesso, ... Per l'estistenza delle cellule folliculari in tali punti, io

Epithel, welches die Wand der Krypta überzieht, mit dem Darmepithel identisch ist, also einschichtig. Am Boden der Krypta hingegen verändert, nach ihm, das Epithel sein Aussehen und wird mehrschichtig, zeigt dabei deutlich drei Schichten, ähnlich dem Epithel des Kehlkopfes beim Pferde. Zwischen diesen Epithelzellen finden sich unregelmässig zerstreut runde, mit einem ebenfalls runden Nucleus und einem granulirten Protoplasma versehene grosse Zellen (cellule follicolari, Garbini). Unter dem geschichteten Epithel finden sich die cellule follicolari, beigemengt den echten Leucocyten, und bilden hier eine in der Mitte dickere, nach den Seiten hin sich allmählich verjüngende Schicht. Garbini glaubt nun, dass diejenigen Zellen, die im Epithel sich finden, nichts anderes seien, als auf der Durchwanderung begriffene „cellule follicolari“. Sie würden dann zuerst in die Krypta gelangen und dann schliesslich in den Darm.

Offenbar ist diese von Garbini wahrgenommene Zwischenlage nichts anderes, als die von mir beschriebene intermediäre Zone und es ist wohl der, von ihm angewandten Methode zuzuschreiben (Chromsäure 0,25 $^0/_0$, ohne Zusatz von Osmium), wenn er den Zusammenhang des Fadenwerkes dieser Zone übersah. Dickere Schnitte geben überhaupt ein anderes Bild dieser Zone. Seine Deutung anlangend, so steht er unter dem Einflusse Stöhr's.

Aus einer soeben erschienenen Untersuchung Grünhagen's „Ueber Fettresorption und Darmepithel“ [1]), kann ich manches anführen, was für die, in dieser Arbeit niedergelegten Ansichten sprechen dürfte. Grünhagen findet, dass das „Fussende der „Saumepithelien“ [2]) eine kleine platte Sohle bildet (Fig. 8), von deren unterer Fläche . . . . . zarte protoplasmatische Fortsätze ausstrahlen“, welche „bisweilen bis zu den Wandungen der Blutkapillaren [3]) (K Fig. 7) verfolgt werden“ können, und „erscheinen

---

credo che le cellule della stessa forma, che si trovano negli spazî intercellulari dell' epitelio stratificato che copre il fondo delle cavità follicolari, non sieno altro che le medesime cellule emigranti traverso l'epitelio stesso, per postarti nelle cavità follicolari, e da queste, per mezzo degli infundiboli, nell' intestino“.

1) Archiv f. mikr. Anat. Bd. 29. Heft I, 1887, 139.

2) Gewöhnliche, mit cuticularem Saume versehene Epithelzellen zum Unterschiede von den Becherzellen.

3) Wie aus Fig. 7 ersichtlich, ist wahrscheinlich das centrale Chylusgefäss gemeint.

unter sich, sowie mit denjenigen der Nachbarzellen netzförmig verbunden". Mitosen im Epithel kamen nur selten vor „die Theilungsebene der Kernspindel" lag „in der Regel senkrecht zur Oberfläche der Schleimhaut." „An Isolationspräparaten des Darmepithels," heisst es weiter „begegnet man mitunter Saumzellen mit zwei übereinander gelagerten, völlig ausgebildeten Kernen, ohne dass der Zellkörper zwischen ihnen eine Theilungsebene erkennen liesse". An den Zotten[1]) junger, vier Wochen alter Kätzchen lässt sich ein schnelleres Wachsthum des Epithelialmantels gegenüber demjenigen des bindegewebigen Kernes konstatiren. Das Epithel ragt als geschlossener Hohlkegel weit über den Gipfel der Bindegewebspapille empor (Fig. 9) und ist von letzterer durch einen mit feinkörnigem, „amorphem, jedoch auch lymphoide Zellen einschliessenden Niederschlage theilweise angefüllten Raum geschieden." Am Fussende der Hohlkegelepithelien erkennt man ebenfalls ohne Schwierigkeit zarte Protoplasmafortsätze, welche im vorliegenden Falle in das Gerinsel der Hohlkegelhöhle hineinragen." (Fig. 9)[2]).

Für meine Untersuchung ist es von Bedeutung, dass Grünhagen epitheliale Fortsätze gesehen hat, dass er an isolirten Epithelzellen, in einer Zelle zwei Kerne fand (über deren Natur nichts näheres angegeben ist); dass ferner in dem epithelialen Hohlkegel, wo kein Bindegewebe vorhanden ist, ebenfalls epitheliale Fortsätze und auch Leucocyten von Grünhagen nachgewiesen wurden.

4.

Die, in dieser Arbeit ausgesprochene Auffassung steht derjenigen Stöhr's diametral entgegen, und doch sind vielleicht beide nebeneinander berechtigt. Stöhr stützt sich im Wesentlichen auf die Erscheinung an Schleimhäuten mit geschichtetem Pflasterepithel. Ich habe das Cylinderepithel der Darmschleimhaut speciell ins Auge gefasst. In so verschiedenen Regionen

---

1) Im Texte steht irrthümlich „Zellen".

2) Seite 144 und 145. Die Oeffnung, die Grünhagen an der Spitze der Zotten gesehen hat (Stoma), ist wahrscheinlich dasselbe Gebilde, das auch Heitzmann anführt und abbildet, p. 676 seiner „Mikroskopische Morphologie des Thierkörpers." Wien 1883.

kann Verschiedenes sich vollziehen, und ich meine, dass die Auswanderung von Rundzellen durch das Epithel ins Lumen des tractus intertinalis neben der Herkunft lymphoider Zellen vom Epithel der Darmschleimhaut statthaben kann. In der einen Region überwiegt vielleicht der eine, in der anderen der zweite Process. Die Epithelzelle des Darmes resorbirt einerseits, secernirt andererseits. Kerne, resp. Zellen die das Epithel producirt, mögen daher auch die Wege der Resorption und die Wege der Secretion wandern. So meine ich, schliessen sich die Ansicht Stöhr's und die meinige nicht aus, und es mag späteren Forschungen vorbehalten bleiben, zu gunsten der einen oder der anderen sich zu entscheiden, vielleicht auch zu Gunsten beider, und das erscheint mir das Wahrscheinlichere zu treffen.

Herrn Professor Dr. Kupffer erlaube ich mir für seine freundliche Theilnahme an meiner Arbeit, für seine Rathschläge und vielfachen Bemühungen, hiermit meinen aufrichtigsten, wärmsten Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXX und XXXI.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

Cs. = Cuticularer Saum.
Ep. = Epithel.
Pk. = Epithelialer, primärer Kern.
Sk. = Secundärer Kern.
Bm. = Basalmembran.
Tp. = Tunica propria.
Bg. = Blutgefäss.
Ag. = Adenoides Gewebe.
Lc. = Leucocyten.
Bz. = Becherzelle.
Ez. = Epitheliale Zone.
Iz. = Intermediäre Zone.
Fl. = Lymphoider Follikel.
Kb. = Kern der Basalmembran.
El. = Epitheliale Lücken.
Pf. = Protoplasmatischer Fortsatz der Epithelzellen.

Fig. 1. Querschnitt einer Falte aus dem menschlichen Jejunum. Gezeichnet mit: Zeiss Ob. E. Oc. II Camera.

Fig. 2. Längsschnitt einer Falte des menschlichen Jejunum. Gez. mit: Zeiss Hom. Imm. $^1/_{18}$, Oc. II Camera.

Figg. 3—11. Epithelzellen aus dem Jejunum des Menschen mit angrenzenden Partien der Tunica propria. Zeiss Hom. Imm. $^1/_{18}$, Oc. II Camera.

Fig. 12. Abschnitt aus dem Boden einer Krypta des Processus vermiformis des Meerschweinchens. Gez.: Zeiss. Hom. Imm. $^1/_{18}$, Oc. II Camera.

Fig. 13. Dasselbe. 1, 2, 3, 4 Uebergangsformen der epithelialen Kerne in Leucocytenkerne.

Fig. 14. Senkrechter Schnitt durch eine Krypta des Processus vermiformis des Meerschweinchens. Gez. mit: Zeiss BB, Oc. II. Camera. CBz = comprimirte Becherzelle.

Figg. 15, 16 und 17. Epithelzellen aus dem Epithel der Wand der Krypta aus dem Processus vermiformis des Meerschweinchens. Gez. mit: Zeiss Hom. Imm. $^1/_{18}$, Oc. II Camera.

Ueber die Bildung von Bürstenbesätzen an den Epithelien diphtherisch erkrankter Nieren.

Von

Prof. Dr. **Oertel** in München.

Hierzu Tafel XXXII.

Die Beobachtungen über das Auftreten von Bürstenbesätzen an Drüsenepithelien theils unter physiologischen, theils unter pathologischen Verhältnissen haben sich in der letzten Zeit ausserordentlich vermehrt, ohne dass es bis jetzt möglich gewesen wäre, ein bestimmtes Urtheil über die Bedeutung derselben zu gewinnen.

Den in den vorausgehenden Heften dieses Archivs veröffentlichten Untersuchungen über jene merkwürdigen Bildungen möchte ich eine neue Beobachtung anreihen, die rein nur auf pathologische Vorgänge bezogen werden kann, und manche Eigenthümlichkeiten

bietet, durch welche sie sich insbesondere von anderen Beobachtungen unterscheidet.

Da schon in den beiden vorausgehenden Aufsätzen von O. Tornier[1]) und Joh. Frenzel[2]) die vorliegende Literatur so ziemlich vollständig angegeben ist, so kann ich wohl von der wiederholten Aufführung derselben Umgang nehmen. Ich reihe demnach meine Beobachtungen einfach den dort verzeichneten pathologischen Vorgängen von Erkrankung der Nieren nach akut verlaufender Phosphorvergiftung, Eklampsie, Vergiftung eines Hundes durch chlorsaures Kali und darauffolgender Hämoglobinurie an, und füge diesen nur noch bei, dass Heneage Gibbes[3]) Bürsten- oder Cilienbesätze in zahlreichen Harnkanälchen bei perniciöser, progressiver Anämie, und Professor Tuttle[4]) in Ohio dieselben auch bei Pocken (Smallpox) aufgefunden hat. Meine eigenen Beobachtungen erstrecken sich auf mehrere akut verlaufende Fälle von schwerer croupöser und septischer Diphtherie. Chlorsaures Kali wurde nach ärztlicher Aussage nur in schwacher Lösung als Gurgelwasser benutzt. Hämoglobinurie war in keinem Falle, weder im Leben noch in den Veränderungen der der Obduktion entnommenen Nieren bei sorgfältigster Prüfung nachzuweisen.

In zehn Nieren, welche ich einer eingehenden mikroskopischen Analyse unterwarf, und dazu immer grössere Serien von Schnitten benutzte, fand ich dreimal nachfolgende Veränderungen der Epithelien in den gewundenen und geraden Harnkanälchen des Labyrinths.

Während in der Mehrzahl die Erscheinungen der akuten parenchymatösen Glomerulo-Nephritis vorlagen mit mehr oder weniger weit vorgeschrittener Nekrose der Epithelien in den Tub. contort. et rect., war in drei Nieren entweder nur spärlich, in einem Dutzend von Schnitten vielleicht nur in einem einzigen Kanälchen, oder aber unter Zurücktreten der einfachen Nekrose in überwiegender Zahl, oder fast ausschliesslich eine Erkrankung der

---

1) O. Tornier, Ueber Bürstenbesätze an Drüsenepithelien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27, H. III, S. 181.

2) J. Frenzel, Zum feineren Bau des Wimperapparates. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 28, p. 74 etc.

3) Heneage Gibbes, Quarterly Journal of microscopal science. Bd. 24. Neue Folge. 1884, p. 192.

4) In dem vorher citirten Aufsatze von H. Gibbes mitgetheilt.

Epithelien zu constatiren, welche zu eigenthümlichen Veränderungen und theilweiser Auflösung derselben führte.

Als erste Erscheinungen an solchen Epithelzellen sah man dass der convexe Rand des in das Lumen der Kanälchen einspringenden Fortsatzes der entzündlich vergrösserten Zelle seine gewöhnliche Begrenzung, oder wenn wir sagen wollen, Zellmembran verlor, und entsprechend dem bogenförmigen Contour eine Reihe von Stäbchen erkennen liess, welche wie Cilien der Zelle aufsassen, und unter Benutzung der apochromatischen Linse von Zeiss, homog. Immers. Ob. 2,0 mm und Oc. 25 mm, eine ziemlich breite und knorrige Form zeigten. Die Länge der einzelnen Stäbchen war entweder fast allenthalben die gleiche, oder die mittleren, welche am Gipfel lagen, waren etwas grösser, während die seitlichen sich mehr oder weniger verkürzten. Die Stäbchen selbst standen in solchen Zellen immer noch weit über dem Kerne, am höchsten, entsprechend der konischen Form der Zelle, in der Mitte, und eine an ihrer Basis gedachte Linie beschrieb einen starken, convexen Bogen über dem Kerne. Die Oberfläche, auf welcher die Stäbchen aufsassen, zeigte indess keine regelmässige Begrenzung, und namentlich war kein schärferer Contur, auch nicht mit stärkeren Linsen, nachweisbar. Die Stäbchen gingen entweder einfach in die Zellsubstanz über, und da die Zwischensubstanz zwischen zwei Stäbchen manchmal etwas weiter hinaufreichte oder weiter hinab fehlte, so war die Begrenzung an der Basis der Stäbchen eine unregelmässige geworden. Dagegen liess sich bei anderen Zellen, und namentlich bei den gleich zu beschreibenden, immer eine scharf abgrenzende Linie oder Leiste erkennen. In der übrigen Substanz der Zelle selbst war keine stäbchenförmige Bildung im Protoplasma oder eine Längsstrichelung unterscheidbar, sondern dieselbe sah gleichförmig körnig aus, und zeigte nur an einzelnen Stellen durch Auseinanderweichen des Protoplasmas infolge von nekrotischem Zerfall grössere oder kleinere Spalten und Lücken.

Waren nun die Veränderungen in solchen Zellen weiter vorgeschritten, so reichten die Stäbchen meist bis in die Nähe des Kernes herab, so dass die Zelle fast halbirt erschien, und man einen protoplasmahaltigen Zelltheil mit dem Kerne und die über demselben liegende Stäbchenschichte unterscheiden musste (Fig. 2 u. 3). Die Stäbchen selbst zeigten an den so veränderten Zellen fast

allenthalben die gleiche Grösse, gingen aber jetzt nicht mehr unmittelbar in die Zellsubstanz über, sondern wurden von derselben durch eine deutlich erkennbare Zwischenleiste (Fig. 2 u. 3 Qu. L.) getrennt, auf der sie aufsassen, oder mit der sie ohne Differenzirung zusammenhingen. Der unter dieser Leiste liegende Zelltheil liess gleichfalls wieder je nach dem Fortschritt der Erkrankung eine verschiedene Anordnung seiner Zellsubstanz erkennen. In den einen Zellen verhielt sich die Zellsubstanz vollkommen gleich wie in den zuerst beschriebenen Zellen, erschien als feinkörnige Masse von verschiedener Dichte, aber in unregelmässiger Anordnung und durch nekrotische Lücken und Spalten auseinandergerissen. (Fig. 2 N. S). In anderen Zellen dagegen waren unter der horizontal verlaufenden Leiste ebenfalls stäbchenförmige Gebilde erkennbar, welche von dieser bis zur Basis der Zelle hinabreichten, in dichten Reihen zwischen den meist weit auseinanderliegenden Kernen standen und zwischen sich eine feinkörnige Substanz erkennen liessen, während die über der Leiste stehenden Stäbchen entweder keine solche zwischen sich einschlossen und vollkommen isolirt erschienen, oder nur mehr wenige Körnchen in einfacher oder dünner Lage bargen (Fig. 4 O. St. u. U. St.). Durch diese morphologischen Veränderungen war auch das optische Verhalten der beiden Schichten ein vollkommen verschiedenes geworden. Während die obere Schichte weniger stark lichtbrechend nur in feinsten Linien ihre Elemente erkennen liess, war die untere undurchsichtiger und mehr körnig getrübt, so dass die Contouren der einzelnen Bestandtheile nicht so deutlich heraustraten und für das Auge isolirbar waren. Die Begrenzungslinie der beiden Schichten war durch die Leiste eine ziemlich scharfe, und bei genauer Einstellung bekam man den Eindruck einer senkrecht zum Bilde stehenden Fläche, auf welcher die Stäbchen so inserirten, dass auf der Schnittfläche noch eine schmale Kante frei blieb und auf diese Weise eine scharf gezogene Linie bildete. Die von Tornier und anderen beobachtete schwarze Begrenzungslinie dürfte mit der in meinen Präparaten beobachteten Leiste wohl identisch sein. Die Höhe der Leiste über der Basalfläche der Zelle war überall die gleiche, etwas grösser als die Kernhöhe, so dass der noch restirende Zellbelag im Kanälchen überall die gleiche Höhe einhielt. Dadurch erschienen auch die Harnkanälchen immer noch mit einem gleichförmigen Epithelring ausgekleidet, bei welchem nur

die Zellen $1/2$ mal so hoch waren als im Normalen (Fig. 1 u. 4). Der fehlende Theil der Höhe der gewöhnlichen Epithelzellen wurde annähernd durch einen Saum von feinen, stäbchenartigen Gebilden ergänzt der auch bei schwacher Vergrösserung den Eindruck eines Cilien- oder Bürstenbesatzes hervorbrachte.

Was nun das durch die Reduktion der Epithelien erweiterte Lumen der Harnkanälchen anbelangt, so war in demselben immer eine grössere oder geringere Menge kleinster Körnchen enthalten, die verschiedenartig gruppirt waren und vollkommen jenen glichen, welche zwischen den einzelnen sowohl freien wie im unteren Theile der Zellen liegenden Stäbchen eingeschlossen waren. Ihre Lagerung über den Stäbchen war manchmal derart in Reihen geordnet, als wären sie so unmittelbar aus den Stäbchen herausgefallen.

Suchen wir nach einer Erklärung dieser Veränderungen an den Epithelien der Tub. contort. et rect., so werden wir wohl unter den vorwaltenden Umständen von funktionellen Veränderungen ganz und gar absehen und sie vielmehr als rein pathologische durch eine Beschädigung der Zellen veranlasste auffassen müssen. Die unmittelbare Ursache liegt zweifellos in der Aufnahme eines Giftes, welches die Erkrankung und theilweise Auflösung der Zellen zur Folge gehabt hat, und speciell in unserem Falle in der Infektion der Zellen durch das diphtherische Gift am wahrscheinlichsten zu suchen ist. Wie das diphtherische Gift in den anderen Harnkanälchen eine totale Nekrose der Zellen und körnigen Zerfall durch stärkere Einwirkung hervorgebracht hat (Fig. 1), so ist es in einer Reihe von Kanälchen möglicherweise durch eine abgeschwächte Wirkung desselben nur zu einer theilweisen Zerstörung gekommen. Die Zellmembran oder dichtere Begrenzungsschichte des Fortsatzes der Epithelien wurde aufgelöst, und der zwischen den Stäbchen der Zelle oder der stäbchenförmigen Anordnung des Protoplasma's gelegene körnige Inhalt, das Paraplasma im Sinne Kupffer's, entleerte sich in das Innere des Kanälchens. Die Verschiedenheit unter den folgenden Bildern erklärt sich damit einfach aus der Grösse des Zerfalls oder vielmehr der Menge der ausgetretenen körnigen Masse oder des Paraplasmas. Nachdem die obere feste Begrenzungsschichte des Zellfortsatzes einmal aufgelöst war, erfolgte die Entleerung der Stäbchenschichte über der horizontalen Leiste in kürzerer Zeit, so dass nur mehr wenige

Zellen noch zu finden waren, in welchen kurze, stäbchenartige Fortsätze unmittelbar in die Zellsubstanz übergingen, während auf weite Strecken des Labyrinths hin in allen Zellen der Kanälchen der Körnerausfall bereits bis auf die horizontale Leiste sich erstreckt hatte. Zweifellos wird durch diese Leiste, für deren ständiges Vorhandensein auch die gleichmässig eingehaltene Höhe des zurückgebliebenen Zellenringes spricht, das weitere Austreten der Körnchen aus den tieferen Partien der Zellen entweder für einige Zeit noch vollsändig verhindert, wie die Präparate zeigen, in welchen die untere Zellpartie einfach körnig erscheint, und keine stäbchenförmige Differenzirung in seiner Substanz erkennen lässt, oder der Ausfall der Körnchen durch dieselbe erfolgt nur langsam und allmählich unter deutlicherem Hervortreten der Stäbchen in der lichter werdenden Körnermasse.

Schliessen wir aus dem Ausfall der Körnchenmasse oder des Paraplasmas der Epithelien auf die Beschaffenheit der Zwischenleiste, so müssen wir uns dieselbe als eine poröse, vielfach durchlöcherte, in ihren einzelnen Bestandtheilen indess festgefügte, dünne Schichte, vielleicht von derselben Substanz wie die Stäbchen, vorstellen, in welche sowohl die oberen wie die unteren oftmals direkt überzugehen schienen, und die durch die allenthalben vorhandenen Lücken das allmähliche Ausfallen der unteren Körnermasse noch gestattet. Wir könnten aber auch annehmen, dass die Zwischenkörnerschichte an dieser Stelle überhaupt nur fester gefügt ist, als in den darüber oder darunter liegenden Theilen der Zelle. Damit kämen wir indess auf die gleiche Anschauung hinaus; die fester gefügte Körnerlage müsste immer ein Hindurchtreten der unteren Körnermasse gestatten, ohne selbst eine Beschädigung zu erfahren; denn man kann nicht beobachten, dass an der einen oder anderen Stelle mehr Körner zwischen den Stäbchen herausfallen, und die Begrenzung der unteren Zellsubstanz dadurch gezackt oder eingekerbt aussähe, sondern in allen Harnkanälchen, und selbst über weite Strecken des Labyrinths hin wird eine und dieselbe Höhe der restirenden Zellen eingehalten und durch eine bei starker Vergrösserung deutlich sichtbare Leiste begrenzt. Dieselbe Grenze der degenerirten Zellen wird endlich auch noch eingehalten, wenn die Stäbchen bei fortschreitenden Veränderungen zu Grunde gegangen oder abgefallen sind, und der noch zurückgebliebene Zellring entweder zu einem Epithel-

cylinder sich zusammenschliesst, oder in das Lumen desselben eine gerinnfähige Substanz austritt und einen Fibrincylinder bildet. Ich werde auf diese Vorgänge an einem anderen Orte noch eingehend zu sprechen kommen[1]).

Wenn wir nun die obigen Beobachtungen vergleichen mit den von Tornier beschriebenen, bei welchen er nach reiflicher Erwägung aller Umstände das Auftreten der Bürstenbesätze als eine physiologische Erscheinung, die an bestimmte funktionelle, beziehungsweise sekretorische Vorgänge in der Zelle gebunden ist, erklären musste, so werden wir in unserem Falle das Freiwerden sowohl der oberen wir der unteren Stäbchenschichte an den Epithelien der Harnkanälchen als einen theilweisen Zerfall der Zellen bezeichnen müssen, der mit dem vollständigen Zugrundegehen der Zelle selbst endigt. Ein beachtenswerther Unterschied liegt ferner in der grosen Verschiedenheit der Art und Weise, wie die Stäbchenschichte oder die Bürstenbesätze der Zellen der Beobachtung sich erschlossen. Während Tornier nur an Präparaten, welche frisch dem Thiere entnommen und in Sublimatlösung (Marchand benutzte Osmiumsäure) erhärtet waren, nachweisen konnte, wurden die mir vorliegenden Präparate frühestens 10, in der Regel 12 bis 18 Stunden nach dem Tode der Leiche entnommen und einfach in Alkohol erhärtet, und entweder mit Fuchsin oder Hämatoxylinkarmin gefärbt, wobei mit letzterer Farbe eine schwach röthliche Tinktion der Stäbchen und Zellsubstanz erzielt wurde, während die Kerne sich violett färbten. Das rasche Verschwinden der von verschiedener Seite beobachteten Bürstenbesätze dürfte vielleicht in dem raschen Wechsel der physiologischen Vorgänge in der Zelle und ihrer Substanz während der Verdauung oder Sekretion begründet sein, indess hier durch Auflösung der Grenzschichte die Zwischenkörnerlage, das Paraplasma, einfach austrat und die Stäbchen sichtbar werden liess. Diese selbst blieben so lange erhalten, als in der Zelle noch keine neuen pathologischen Erscheinungen auftraten, und stiessen sich erst ab, wenn die Dekomposition der Zellen weiter fortschritt.

Da nun Tuttle dieselben Veränderungen der Niere bei Blattern gefunden, in den vorliegenden drei Fällen jedesmal eine

---

1) In einer grössern demnächst dem Druck zu übergebenden Arbeit über die Pathogenese der Diphtherie.

schwere diphtherische Infektion bestanden hat, wobei in einem Falle chlorsaures Kali weder als Gurgelwasser noch innerlich verabreicht wurde, noch überhaupt ein Medikament[1]), auf welches eine Nierenreizung eintreten kann, so erübrigt zu ihrer Erklärung nur mehr, dass die Auflösung der Zellen durch das bei diesen Infektionskrankheiten eigenthümliche Gift selbst hervorgebracht wird, das, von den Nierenepithelien aufgenommen, eine Destruktion derselben zur Folge hat. Es wird sich nun fragen, wie weit diese Veränderungen noch bei anderen Infektionskrankheiten und Vergiftungen sich finden. Von grossem histologischen Interesse ist die durch diese Auflösung der Epithelzellen in den gewundenen und geraden Harnkanälchen bedingte Darlegung ihres Aufbaues und ihrer einzelnen feineren Bestandtheile, und die dadurch auf pathologischem Wege gelieferte Bestätigung von der Richtigkeit der vorausgegangenen anatomischen Forschung.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXII.

Fig. 1. In nekrotischem Zerfall begriffenes Epithel eines Harnkanälchens aus dem Labyrinth. EZ. = Epithelzelle. Zeiss Ob. E, Oc. IV.

Fig. 2. Epithelzellen, deren obere Partie in Auflösung begriffen, stäbchenförmige Bildungen zeigt. O. St. = obere Stäbchen; Qu. L. = Querleiste; N. S. = nekrotische Substanz der unteren Partie der Zelle. Zeiss Apochrom. Linse, homog. Immers. Ob. 2,0 mm, Oc. 25 mm, Tubuslänge 160 mm.

Fig. 3. Derselbe Process. O. St. = obere Stäbchen; Qu. L. = Querleiste. P. S. = zwischen den Stäbchen ausgetretene paraplasmatische Substanz. Vergr. wie in Fig. 2.

Fig. 4. Querschnitt eines gewundenen Kanälchens, in welchem die Epithelien durch die ganze Auskleidung hindurch stäbchenförmige Bildungen erkennen lassen. O. St. = Stäbchen am oberen, U. St. = Stäbchen am unteren Theile der Zellen sichtbar geworden. Qu. L. = Querleiste. P. S. = zwischen den Stäbchen ausgetretene paraplasmatische Substanz. Zeiss Ob. E, Oc. IV.

---

1) Die Fälle wurden von mir nicht selbst behandelt, sondern die Medikamentation mir nur nachträglich im Allgemeinen bekannt gegeben. Ob in den beiden andern Fällen die Nierenveränderungen zum Theil auch durch kleinere Mengen der beim Gurgeln etwa unwillkürlich verschluckten 2—3% chlorsauren Kalilösung verursacht wurden, muss ich unentschieden lassen.

Ueber die Intercellularsubstanz des Netzknorpels.

Von

Rud. Kolster in Helsingfors.

Hierzu Tafel XXXIII.

In der neueren Litteratur sind die Aufsätze, welche die feinere Structur der Intercellularsubstanz des Knorpels behandeln, sehr reichlich vertreten. Namentlich die Frage, wie die Ernährung des Knorpels zu Stande kommt, hat mannigfache Untersuchungen und eine Reihe der verschiedensten Methoden zur Erreichung des beabsichtigten Zweckes hervorgerufen. Trotz alledem ist diese Frage noch nicht entschieden, da verschiedene Forscher, welche dieselben Methoden benutzt, zu entgegengesetzten Resultaten gelangt sind. Ueber hyalinen Knorpel liegen eine Menge Untersuchungen vor und wird die Ansicht, dass die hyaline Grundsubstanz dort aus feinen leimgebenden Fibrillen bestehe, wohl allmählich die meisten Anhänger gewinnen. Die Ernährung des Knorpels soll dieser Anschauung nach durch die mucinöse Kittsubstanz, welche die collagenen Fibrillen verbindet, vermittelt werden. Eine erhebliche Stütze erhielt diese auf mikroskopische Untersuchungen begründete Lehre durch die von Kühne und Moroschowetz[1]) erhaltenen Resultate bei einer Untersuchung der chemischen Zusammensetzung des Chondrins. Die genannten Forscher wiesen nämlich nach, dass das Chondrin aus der Reihe der selbständigen chemischen Verbindungen zu streichen und nur ein Gemisch von Glutin und Mucin sei. Eine andere Ansicht über den feineren Bau der Intercellularsubstanz nimmt an, dass die Zellen durch ein System von Saftkanälen in Verbindung stehen, welche die Nahrungsflüssigkeit durch den Knorpel leiten.

1) Moroschowetz, Zur Histochemie des Bindegewebes. Verhandlungen des Naturhist.-Med. Vereins zu Heidelberg. Bd. I, 5. Heft.

Diese Meinung wird unter anderen von Budge[1]), Heitzmann[2]) vertreten.

Diese Ansichten stützen sich auf Beobachtungen an hyalinen Knorpeln. Um zu diesen Resultaten zu gelangen, sind Injections-Methoden gebraucht worden, aber auch verschiedene Macerationsflüssigkeiten in Anwendung gekommen. Auch die Anwendung des salpetersauren Silbers hat man versucht trotz der vielfach besprochenen Unzuverlässigkeit desselben.

An Netzknorpeln sind nur wenige derartige Untersuchungen vorgenommen. Die Menge der elastischen Fasern macht einen Irrthum auch zu leicht möglich, und erklärt es sich hierdurch, dass dieser Knorpel bislang so stiefmütterlich behandelt worden ist. Um erfolgreiche und sichere Resultate über die feinere Structur desselben gewinnen zu können, ist es daher nöthig, das ganze Netz der elastischen Fasern zu entfernen und zugleich die Grundsubstanz so zu bewahren, dass diese noch eine Behandlung mit Macerationsflüssigkeiten zulässt, welche geeignet ist, den feineren Bau desselben zur Anschauung zu bringen.

Eine schon bei hyalinem Knorpel angewandte Methode vereinigt in glücklichster Weise alle hier gestellten Bedingungen. Das von Kühne[3]) in die histologische Technik eingeführte Trypsin, von Tillmanns[4]) zur Untersuchung des hyalinen Gelenkknorpels angewandt, besitzt die Fähigkeit Elastin zu lösen, dagegen die leimgebende Substanz unverändert zu lassen. Bei der vorliegenden Untersuchung wurde aus dem nach Kühne bereiteten Trockenpankreas die als Reagens benutzte Trypsinlösung, mittelst Zusatz von 10 Theilen destillirten Wassers bereitet und mit Thymol versetzt, angewandt. Zugleich wurde auch vom Schuchardt in Görlitz bezogenes Trypsin gebraucht.

Um die elastischen Fasern vollständig zu verdauen, ist eine

---

1) Budge, Weitere Mittheilungen über die Saftbahnen im hyalinen Knorpel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16.

2) Heitzmann, Studien am Knochen und Knorpel. Ueber Entwickelung und Bau der Knorpel. Nur aus Hoffmann & Schwalbe's Jahresberichten, wie aus Citaten bekannt.

3) Ewald Kühne, Die Verdauung als histologische Methode. Verhandlungen des Naturhist.-Med. Vereins zu Heidelberg Bd. I.

4) Tillmanns, Ueber die fibrilläre Struktur des Hyalinknorpels. Arch. f. Anat. und Physiol. Jahrgang 1877.

Digestion von 6 und mehr Tagen bei 40° erforderlich. Die Dauer variirt jedoch sehr stark; einzelne Schnitte mussten anderthalb Wochen der Einwirkung der Lösung ausgesetzt werden, ehe die letzte Spur des Elastins verschwunden war. Dieses muss natürlich auf Rechnung des verschieden grossen Fermentgehaltes der Trypsinlösungen gesetzt werden. Trotz dieser langen Trypsinbehandlung zeigten sich die Schnitte oft noch nicht in Fibrillen aufgelöst, sondern nur vom elastischen Fasernetz und von den Knorpelzellen befreit. Um in solchen Fällen die Faserung hervorzurufen, wurden andere Macerationsflüssigkeiten oder fortgesetzte Trypsinbehandlung benutzt.

Die besten Dienste leisteten Barytwasser, 10% NaCl-Lösung und chromsaure Ammoniaklösung.

Die Einwirkung der letztern muss aber sehr genau überwacht werden, da sie die schon vorher durch Trypsin stark angegriffenen Knorpelschnitte bei Benutzung zu starker Lösungen leicht vollständig zerstört. Kalkwasser gab sehr schlechte Resultate. Der von Baber[1]) vorgeschlagene leichte Druck auf das Deckgläschen ist sehr zu empfehlen; bei frisch aus der Trypsinlösung genommenen, in destillirtem Wasser ausgewaschenen und in demselben aufgelegten Schnitten zeigte diese einfache Manipulation die Faserung stets deutlicher.

Das Aufbewahren der verdauten Schnitte machte anfangs grosse Schwierigkeiten. An Damarlack oder Balsam war nicht zu denken, auch Glycerin hellte die ungefärbten Schnitte zu stark auf. Kali acet. erwies sich lange als das beste Mittel, später wurde destillirtes Wasser, mit einer geringen Spur Carbolsäure versetzt, angewandt, in Verbindung mit sorgfältiger Einkittung. In dieser Weise montirte Schnitte verloren nichts von ihrer ursprünglichen Schärfe. Färbungen wurden stets mit einigen Schnitten vorgenommen, doch wog der dunklere Ton, den die Fibrillen annahmen, selten die an gefärbten Schnitten verloren gegangene Feinheit der Bilder auf, so dass bald von jeder Färbung abgesehen wurde. Die besten Resultate lieferten Eosin und Methylhämatoxylin.

In der vorliegenden Untersuchung wurde der Ohrknorpel von Kaninchen benutzt. Da die Intercellularsubstanz hier sehr stark

---

1) Baber, On the Structure of hyaline cartilage, Journal of anat. and physiol. Vol. XI, p. 113—126.

vertreten ist und die Zellen gross sind, kann die Untersuchung hier leicht bewerkstelligt werden. Später wurden an Ohrknorpeln vom Rind und Schwein die Resultate bestätigt. Die Zeichnungen sind jedoch alle nach Präparaten von Kaninchenknorpeln angefertigt.

Besonders eignet sich der Kaninchenknorpel zur Untersuchung der Kapsel, da diese hier sehr deutlich hervortritt. Die Schnitte wurden mit einem Schlittenmikrotom angefertigt, theils von in Spiritus gehärteten, theils unter Benutzung des Gefrierapparates von frischen Knorpeln.

Wenn die Verdauung so weit fortgeschritten ist, dass die elastischen Fasern verschwunden sind, so finden sich oft noch geschrumpfte Zellen in den Schnitten. Diese hindern die Untersuchung nicht, wenn die Schnitte dünn sind; bei einer Dicke von zwei Zellenlagen müssen sie indessen noch aufgelöst werden, um ein ganz klares Bild entstehen zu lassen.

Am schwersten lassen sich die jungen Zellen in den dem Perichondrium anliegenden Schichten entfernen. Selbst in Präparaten, die ganz in Fibrillen aufgelöst sind und in der Mitte keine Spur von Zellen mehr aufweisen, zeigen sich oft noch diese mehr oder weniger erhalten.

Die Anordnung der Fibrillen ist hauptsächlich folgende: Am Perichondrium verlaufen sie eine Strecke diesem parallel und biegen sich dann im Bogen gegen die Mitte vor, so dass sie hier eine zum Perichondrium mehr oder weniger senkrechte Richtung einschlagen (Fig. 1 und 2).

Verfolgt man den Verlauf einzelner Fibrillen in der Nähe des Perichondriums, so bemerkt man oft, dass diese in das Perichondrium übergehen und dort noch eine Strecke zu verfolgen sind, bis sie von den bindegewebigen Fibrillen desselben nicht mehr zu unterscheiden sind. Da dieses ebenso auffällige wie unerwartete Verhalten im ersten Augenblick sehr befremdete, wurde demselben viel Aufmerksamkeit zugewendet. Es ist nicht leicht, an vollständig aufgelösten Schnitten die Grenze zwischen Knorpel und Perichondrium mit Sicherheit festzustellen, doch kommen oft Schnitte vor, in denen die Grenzschicht der Knorpelzellen nicht vollständig zerfaserte Intercellularsubstanz zeigt und daher einer Täuschung vorbeugen hilft (Fig. 1 und 2).

In der Mitte des Knorpels ist die Richtung der Fibrillen

senkrecht gegen das Perichondrium (Fig. 2). Die Fasern verlaufen mehr oder weniger in Bündel vereinigt. Deutlicher sieht man dieses an Schnitten aus dem unteren Theile des Ohrknorpels. Der Verlauf dort ist in Fig. 5 wiedergegeben. Die Schnitte aus dieser Gegend des Ohrknorpels ergeben Bilder, welche die Intercellularsubstanz hier als ein Netz von Fibrillenbündeln erscheinen lassen, deren Maschen die verdauten Zellen eingenommen haben. Selbstverständlich müssen die Schnitte, um dieses wahrnehmbar zu machen, dicker als eine Zellenlage sein.

Bei sehr dünnen Schnitten, welche die Kapsel von zwei Seiten geöffnet haben (und wo die Zellen herausfallen oder verdaut sind), kann leicht nachgewiesen werden, dass die Kapsel so, wie sie noch in den neuesten Lehrbüchern der Histologie beschrieben wird, nicht existirt. „Eine zarte Membran“ [1]) ist nicht als selbständiges Gebilde zu unterscheiden. Zur Entscheidung dieser Frage dienten mit besonderem Vortheil Schnitte, in denen noch nicht die ganze Intercellularsubstanz faserige Structur zeigte. Oft fanden sich Schnitte, in welchen die Kapsel halb erhalten war. An solchen sieht man die bekannten, als Querschnitte von Kapselmembranen gedeuteten Ringe, theilweise in feine Fibrillen aufgelöst. Durch sorgfältiges Verfolgen der einzelnen liessen sich ihre Enden öfters auffinden. Da hierzu stets sehr dünne Schnitte genommen wurden, sah man die Fibrillen abgeschnitten und ihre zusammenliegenden Enden den Platz der Kapselkontour, wo die Kapsel zerfallen, einnehmen (Fig. 3). Sehr nützlich erwies sich in diesem Falle das Barytwasser, welches die Kittsubstanz schnell an den vorher mit Trypsin behandelten Schnitten löste und so eine fortgesetzte Beobachtung ermöglichte.

Um zu entscheiden, ob die Fibrillen sich verzweigen, wie Tillmanns [2]) es an dem von ihm untersuchten Gelenkknorpel angiebt, Kassowitz [3]) aber leugnet, wurden Zupfpräparate angefertigt, oder durch leichten Druck auf das Deckgläschen einzelne Fibrillen isolirt (Fig. 4). An keinem der so dargestellten einzelnen Fasern

1) E. Klein, Grundzüge der Histologie, Deutsche Ausgabe.

2) loc. c.

3) Kassowitz, Die normale Ossification und die Erkrankungen des Knochensystems bei Rachitis und hereditärer Syphilis. Nur aus Jahresber. über d. Fortschr. d. Med. bekannt.

wurden jemals Verzweigungen beobachtet. Wo solche scheinbar vorlagen, erwies sich bei verschiedener Einstellung stets, dass man es nur mit aufeinanderliegenden Fibrillen zu thun hatte.

Nirgends wurden Bilder gesehen, welche für die Existenz von Saftkanälen sprächen. Hertwig[1]) gibt an, dass es ihm gelungen wäre solche mittelst Karmintinction zur Anschauung zu bringen, doch muss das Vorkommen solcher wohl nach den Ergebnissen dieser Untersuchung sehr in Frage gestellt werden. Arnold[1]), welcher mit indigoschwefelsaurem Natron die Nahrungswege des Knorpels untersuchte, nimmt auch an, dass diese zwischen den Fibrillen in den Knorpel dringen. Seine Annahme, dass die Kapsel mit radiären Spalten versehen sei, lässt sich leicht mit der oben angegebenen Structur derselben in Uebereinstimmung bringen.

Diese Untersuchung wurde im anatomischen Institut zu Kiel begonnen und im hiesigen physiologischen Institut beendigt. Den verehrten Leitern dieser Institute, Herrn Prof. W. Flemming in Kiel und Herrn Prof. E. Hällsten in Helsingfors spreche ich hiermit meinen besten Dank für ihre mir dabei bewiesene Unterstützung aus, wie gleicher Weise auch Herrn philosophiae Magister H. Schulmann für die mir angefertigten Zeichnungen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIII.

Diese sind mit Ausnahme von Fig. 3 alle mit Oc. I und Obj. E von Zeiss gezeichnet. Für Fig. 3 kam die homogene Immersion in Anwendung. Diese Zeichnung wurde unter Anwendung von Oc. I und dem Ob. $^{1}/_{18}$ angefertigt.

Fig. 1. Eine Partie aus der Nähe des Perichondriums. a die dem Perichondrium anliegende Zellenlage. b Perichondrium c Blutgefäss in demselben. d aufgelöste Intercellularsubstanz.

Fig. 2. Aus dem Knorpel in der äusseren Spitze des Ohres. Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Fig. 3. Aufgelöste Kapsel. a geschrumpfte Zelle, b in Fibrillen zerfaserte Kapselmembran.

Fig. 4. Zupfpräparat.

Fig. 5. In Fibrillen gelöste Intercellularsubstanz aus der Basis des Ohres.

---

1) O. Hertwig, Ueber die Entwickelung und den Bau des elastischen Gewebes im Netzknorpel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 9.

(Aus dem anatomischen Institute zu Berlin.)

Die pharyngeale Tubenmündung und ihr Verhältniss zum Nasenrachenraum.

Von

Casimir von Kostanecki.

Hierzu Tafel XXXIV und XXXV.

Das ostium pharyngeum[1]) der Tuba Eustachii[2]) nimmt mit den zugehörigen Gebilden die Seitenwand des Nasenrachenraums[3]) ein und stellt das untere, medianwärts gerichtete Ende eines Canals[4]) dar, der die Verbindung zwischen der Paukenhöhle und dem Pharynx herstellt, um den Luftaustausch zwischen diesen Höhlen zu vermitteln. Dieser Canal, dessen Gestalt von Valsalva[5]) „duobus contrapositis inaequalis altitudinis conis", von Tröltsch[6]) einem „plattgedrückten Doppelkegel" verglichen wurde, besteht analog dem äusseren Gehörgange aus einem knöchernen nach der Paukenhöhle zu und einem knorplig-membranösen resp. knorplig-musculösen[7]), nach dem Pharynx zu gelegenen Abschnitt. Auf den letzteren fallen bei Erwachsenen fast genau $^2/_3$ der ge-

1) Pharyngeale Tubenmündung, Schallstürze, Schalltrichter (Merkel), pavillon, orifice interne ou guttural de la trompe.

2) Tuba, tuba acustica (Leber), canalis s. ductus palatinus tympani (Winslow), canalis gutturalis auris, otosalpinx, salpinx, aquaeductus Eustachii (Duverney), Eustach'sche Röhre, Ohrtrompete, Schlundröhre, Ohrhalskanal, Paukenschlundgang, trompe d'Eustache, conduit guttural.

3) Cavum pharyngo-nasale, naso-pharyngeale, arrière cavité des fosses nasales, arrières narines.

4) Nach Mittheilungen von Brugsch findet sich schon in wahrscheinlich über 3000 Jahre alten altägyptischen Aufzeichnungen die Angabe vor, dass jedes Ohr zwei Röhren besitze, durch welche die Lebensluft eindringe (Urbantschitsch, Lehrbuch der Ohrenheilkunde). Sicher ist es, dass die Tube dem Alcmeon und Aristoteles bekannt war, genauer wurde sie jedoch erst von Eustachius (Bartholom. Eustachii opuscula anatomica. Venetiis 1564) beschrieben.

5) De aure humana tractatus. Bononiae 1704.

6) Lehrb. d. Ohrenheilk.

7) Rüdinger, Beitr. z. vergl. Anat. u. Hist. d. Ohrtromp. 1870.

sammten Länge des Canals, während beim Kinde, bei dem auch die Tuba nicht nur relativ, sondern auch absolut kürzer ist, die Länge der Abschnitte wenig verschieden ist.

Um eine Einsicht in die Verhältnisse an der pharyngealen Tubenmündung selbst zu gewinnen, muss ich einige Bemerkungen über die knorplige Tuba überhaupt vorausschicken, wenn auch nur mit Hervorhebung derjenigen Punkte, die zum Verständniss der nachfolgenden Darstellung unumgänglich nothwendig sind.

Die knorplig-membranöse Tuba.

Der Knorpel der Tuba verdient sowohl seiner Natur, als auch seiner Gestalt nach eine besondere Aufmerksamkeit. Was seinen mikroskopischen Bau zunächst anbetrifft, so herrschte lange Zeit eine grosse Meinungsverschiedenheit unter den Autoren, indem ihn die einen [1]) den Faserknorpeln, andere [2]) den hyalinen Knorpeln einreihten, andere [3]) wiederum einen hyalinen Knorpel von feinen Fasern durchzogen beschrieben. Die Untersuchungen Urbantschitsch's [4]) ergeben, dass in der That eine grosse Verschiedenheit und zwar nicht nur hinsichtlich der Beschaffenheit der Grundsubstanz, sondern auch hinsichtlich der Anordnung der Knorpelzellen vorliegt, dieselbe aber in einem ganz bestimmten Verhältniss zu dem Lebensalter der untersuchten Individuen steht. Am embryonalen Knorpel und am Knorpel von Neugeborenen erscheint die Grundsubstanz hyalin, in ihr liegen dicht an einander gelagert und an allen Stellen gleichmässig angeordnet die Knorpelzellen; bei Kindern von 3—5 Jahren bemerkt man an mehreren Punkten neben den in die Grundsubstanz eingestreuten, sternförmig gruppirte Zellen; die Grundsubstanz ist bald homogen, bald gestreift; später sieht man die Fasern immer zahlreicher auftreten, und die

---

1) Huschke (Sömmerring's Lehre von den Eingeweiden 1844). Merkel (Anat. u. Phys. d. menschl. Stimm- u. Sprach-Organs 1857). Gruber (Lehrbuch d. Ohrenheilk.).

2) Kölliker (Gewebelehre). Henle (System. Anat. 1871—76). Tröltsch (Lehrb. d. Ohrenh.).

3) Rüdinger (Stricker's Handb. d. Gewebelehre). Mayer (Studien über d. Anat. d. Can. Eust.). Moos (Beitr. z. norm. u. pathol. An. u. Phys. d. Eust. Röhre).

4) Beitr. z. Lehre üb. d. Bau des Tubenknorpels b. Menschen (Jahrb. d. Gesellsch. Wiener Aerzte 1875).

Knorpelzellen sich immer mehr zu Inseln gruppiren, so dass wir bei Erwachsenen ein Bild erhalten, wo sternförmige Gruppen von ovalen und runden Knorpelzellen in eine deutlich gestreifte Grundsubstanz eingestreut sind und unter einander durch dichtgedrängte Faserstreifen zusammenhängen. Diese Umwandlung des Knorpels beginnt zunächst in der medialen Platte und zwar in ihrer mittleren Partie und verbreitet sich erst stufenweise über den ganzen Knorpel; wie Urbantschitsch bei einem 25jährigen Individuum bemerkt hat, kann bereits die ganze mediale Platte ihre definitive Umbildung erfahren haben, ohne dass diese an der lateralen Platte begonnen hat. Damit hängt auch zusammen, dass, wie aus Rüdinger's Arbeiten hervorgeht, die Knorpelzelleninseln im centralen Theile sowohl zahlreicher, als auch aus mehr Zellen zusammengesetzt sind, als an der Peripherie. Was die Natur der Fasern anbelangt, so haben sich neuerdings E. Klein (Atlas of Histology) und Schwalbe (Anat. der Sinnesorgane) für deren elastische Beschaffenheit ausgesprochen. — Bei alten Leuten wurden wiederholt Verkalkungen [1]), sowie Verknöcherungen [2]) des Tubenknorpels angetroffen, und zwar sowohl in der medialen und lateralen Platte des Hauptknorpels, als auch in den Knorpelfortsätzen und accessorischen Knorpeln.

Gestalt des Knorpels: Wenn wir den Knorpel frei abpräpariren und ihn freigelegt betrachten, so sehen wir ein „plattenförmig längliches Viereck“ [3]), das am oberen Ende (nach der knöchernen Tuba zu) schmäler und dünner, dabei unregelmässig gezackt, unten (am Schlundende) breiter und dicker ist, und an dem oberen lateralen der Schädelbasis zugekehrten Rande krämpenartig nach dem Tubenlumen zu umgestülpt erscheint. Wegen dieser Umkrämpung hat man schon lange an dem Knorpel eine grössere mediale und eine kleinere laterale Platte unterschieden. Im obersten Abschnitt stellt der Querschnitt des Knorpels einen rechten Winkel dar mit einem horizontalen oberen und einem etwas

1) H. Meyer (Arch. f. Phys. 1849), Wendt (Arch. d. Heilk. XIV). Weber-Liel (Mon. f. Ohr. III, und: Ueb. d. Wesen u. d. Heilbark. d. häufig. Form progress. Schwerhörigk.).

2) Schytz (Arch. f. Phys. 1844). H. Meyer (l. c.). Haller (Elem. Phys.). Moos (Beiträge etc. u. Arch. f. Aug. u. Ohr. V, 2). Zuckerkandl (Mon. f. Ohr. IX. Sp. 17).

3) L. Mayer l. c.

längeren vertikalen lateralen Schenkel. Der obere Schenkel bildet anfangs nur das Dach der Tuba und wird erst am vorderen Rande der spina angularis dadurch, dass er unter einem mehr spitzen Winkel zum lateralen Schenkel tritt, zur medialen Wand. Zugleich ändert sich das Längenverhältniss beider Schenkel zu einander in der Weise, dass, während die laterale Platte nach dem Pharynx zu abnimmt, die mediale an Höhe und Dicke bedeutend gewinnt, und zwar in den oberen zwei Dritteln regelmässig, stufenweise, an der Grenze des unteren Drittels jedoch plötzlich, so dass dieses mit dem anstossenden mittleren Drittel einen stumpfen Winkel oder einen nach unten concaven Bogen bildet. Dem entsprechend beträgt die Höhe der medialen Platte, die sich in der Nähe der knöchernen Tuba auf 3 mm belief, an dem Pharynxende durchschnittlich 12 mm, und ihre Dicke steigt von 0,1 auf 0,5, bisweilen sogar auf 0,7 mm. An der medialen Platte ist im ganzen Verlaufe, namentlich aber am Pharynxende eine kleine Concavität nach dem Tubenlumen hin wahrzunehmen, an ihrem unteren Rande sieht man dagegen oft eine muldenförmige Vertiefung oder eine Abstumpfung des dem Lumen zugekehrten Randes, die für die Aufnahme des runden Muskelbauchs des Levator veli bestimmt ist, wenn auch wegen des verschiedenen Verlaufs des Levator ganz constante Befunde nicht aufzuweisen sind. Das Pharynxende des Knorpels (der Knorpelwulst) ist überhaupt sehr verschieden gestaltet; in manchen Fällen läuft es nämlich spitz nach unten aus, oft wiederum ist der untere Rand kolbenförmig verdickt und abgerundet, bisweilen auch etwas lateralwärts umgebogen, ohne jedoch die Form eines förmlichen Hakens anzunehmen, und der vertikale Rand verläuft nicht immer ganz gerade, sondern ist bisweilen in der Mitte mit einer Concavität medianwärts versehen, so dass er oben und unten weiter vorspringt, als mitten.

Die Stellung beider Platten zu einander, die anfangs rechtwinklig ist, ändert sich in der Weise, dass die laterale Platte zugleich mit dem Auftreten der medialen Platte einen hirtenstabförmig gekrümmten Haken bildet, der das Lumen der Ohrtrompete überdacht; in der unteren Hälfte verliert sich aber wiederum die Hakenform, so dass am Schlundende der laterale Knorpel, der hier nur ein kleines Volumen aufweist, meist grade gestreckt erscheint, mit dem medialen einen spitzen, rechten, sogar stumpfen Winkel bildend; manchmal sogar tritt er nur als eine knopfförmige

Verdickung des medialen Knorpels auf; seine Höhe übersteigt hier niemals 1,5 mm. Das durch Zusammenstoss der beiden Platten entstandene Knorpeldach erscheint nach dem Tubenlumen abgerundet, nach oben, nach der Schädelbasis zu wird es durch eine kammförmige Leiste in der Weise ergänzt, dass dadurch die Anheftungsfläche des Knorpels vergrössert wird (Henle).

Der Knorpel kindlicher Tuben bietet manche Abweichungen dar; er ist nämlich nicht nur relativ, sondern auch absolut kürzer, dabei ist das Wachsthum der medialen Platte von oben nach unten viel geringer als beim Erwachsenen, weshalb auch der Unterschied in der Entwicklung der medialen und lateralen Platte, die übrigens in ihrem ganzen Verlaufe eine deutliche Hakenform zeigt, weniger auffällt, ebenso wie auch der Unterschied der Dicke im oberen und unteren Theile nur sehr unbedeutend ist, so dass die Auffindung des schmalen Knorpels an der Rachenmündung, besonders beim Katheterisiren kindlicher Tuben viel Schwierigkeit verursacht. Von Bedeutung sind noch beim Tubenknorpel die Spaltbildungen und Zerklüftungen des Knorpels, wie sie von Henle, dann genauer von Moos[1]), Zuckerkandl[2]), Urbantschitsch[3]) beschrieben wurden. Man bemerkt nämlich an Querschnitten, dass der Knorpel nicht continuirlich verläuft, sondern entweder theilweise abgeschnürt oder gänzlich unterbrochen ist, wobei die Lücke durch Bindegewebe des Perichondriums, in dem auch oft zahlreiche Drüsen eingelagert sind, ausgefüllt[4]) wird, so dass der Knorpel aus mehreren Stücken zu bestehen scheint. Diese Zersplitterungen kommen nach Urbantschitsch's Angaben besonders in der pharyngealen Hälfte der Tuba vor und sind daselbst als normaler, constanter Befund zu betrachten. Ausser diesen Spaltbildungen, die in den Bereich des „Hauptknorpels" fallen, gibt es noch längs des Verlaufs zahlreiche kleine Knorpelstücke, die mit der Hauptmasse entweder verwachsen sind (Tubarfortsätze, Knorpel-

---

1) l. c.

2) Zur Anat. u. Phys. d. Tub. Eust. (Mon. f. Ohr. 1873, Nr. 12).

3) Jahrb. 1875 l. c.

4) Ganz vereinzelt steht der Fall von Löwenberg (Arch. f. Ohr. II, p. 116), wo die Ausfüllung der Knorpellücke so mangelhaft war, dass die mediale Knorpelplatte von einer 1—1½ cm breiten, nach unten klaffenden Spalte durchsetzt war.

anwüchse, Knorpelanhänge, cartilagines sesamoideae tubae Eustachii, processus cartilaginei) oder auch isolirt vorkommen (Knorpelinseln, accessorische Knorpel), die am unteren Rande der medialen Platte oder über dem Knorpelhaken, in der fibrocartilago basilaris, in dem lig. salp.-phar. oder sogar in der membranösen Tuba eingestreut sind; ihre Grösse ist sehr verschieden, so dass sie theils mikroskopisch, theils makroskopisch sichtbar auftreten.

Zur Vervollständigung des Canals, der gemäss den durch den Knorpel angezeigten Contouren eine kegelförmige, oder auch eine etwas trichterförmige Gestalt erhält, dient die membranöse resp. musculöse Tuba. Die häutige Tuba besteht, abgesehen von der den ganzen Canal innen überziehenden Schleimhaut, aus einer Faserhaut, die eng mit der Submucosa verwachsen ist und ihrer morphologischen Bedeutung nach zunächst in enger Beziehung steht zu der fascia salpingo-pharyngea (Tröltsch), oder salpingo-pterygo-staphylina (Weber-Liel) — die von ihr kammartig entspringt, um den m. levator und tensor veli zu scheiden — ferner dem levator veli gegenüber die Rolle einer ihn oberflächlich überziehenden Fascie übernimmt und medianwärts gegen die Mittellinie des weichen Gaumens sich verliert. An ihrer Ansatzstelle an den Knorpel verwebt sie sich mit dem Perichondrium, und zwar setzt sie sich oben lateralwärts am Knorpelhaken, nahe seinem inneren dem Tubenlumen zugekehrten Rande an, so dass an der Grenze zwischen der häutigen Tuba und dem lateralen Knorpelende eine ganz enge und seichte Rinne (für den Ansatz des tensor veli) entsteht; ebenso heftet sie sich an das untere Ende der medialen Knorpelplatte in der Weise an, dass sie zusammen mit der muldenförmigen Vertiefung an deren unterem Rande (s. o.) ebenfalls eine Rinne zu bilden pflegt, die für die Aufnahme des lev. vel. bestimmt ist. Die häutige Tuba ist oben gegen das Felsenbein von fester, derber, fibröser Consistenz, nach der Pharynxmündung zu wird sie locker, schwammartig, dabei wird sie sowohl, wie die Submucosa, so reichlich von Fett durchsetzt. dass am ostium pharyngeum selbst der Tubenboden die Dicke von mehr als 10 mm erhalten kann.

Während beim Erwachsenen die häutige Tuba nur $1/3$ des gesammten Canals bilden hilft, macht sie beim Kinde die weitaus grössere Hälfte aus[1]), wodurch die Tuba des Kindes eine viel bedeutendere Ausdehnungsfähigkeit erlangt.

1) Tröltsch, Lehrbuch der Ohrenheilkunde.

Die Wände der Tuba werden von einer Schleimhaut überzogen, welche die einfache Fortsetzung der Pharynxschleimhaut ist. Sie wird durch lockeres Bindegewebe mit dem Perichondrium verbunden und von einem flimmernden Cylinderepithel ausgekleidet, dessen Flimmerbewegung von der Paukenhöhle nach dem Rachen zu gerichtet ist; zwischen dasselbe sind nach F. E. Schulze Becherzellen eingelagert. Die Schleimhaut hat eine ansehnliche Dicke und ist reich an acinösen Drüsen und Lymphfollikeln, die namentlich an der medialen Wand und am Boden der Tuba zahlreich sind[1]), während sie innen am Dach gänzlich fehlen. Nach der Pharynxmündung zu wird das Drüsenlager immer mächtiger und hier zeigt auch die Schleimhaut zahlreiche Längsfalten, die sich nach oben zu schwach angedeuteten wellenartigen Erhebungen abplatten; sie sind aber nur in der Ruhelage vorhanden und werden bei der Eröffnung der Tuba ausgeglichen.

Anheftungsweise des Tubenknorpels an der Schädelbasis.

Wir haben bisher die knorpelige Tuba isolirt besprochen und müssen sie jetzt hinsichtlich ihrer Anheftung an den Knochen betrachten, zu diesem Zwecke aber zunächst der Gestaltung der Schädelbasis an dieser Stelle eine nähere Beschreibung widmen.

Die knöcherne Tuba, die an der vorderen, medianwärts gestellten Wand der Paukenhöhle mit einer länglich-rundlichen Oeffnung (Höhe 5 mm, Breite 3 mm) ihren Ursprung nimmt und als eine länglich-dreieckige Spalte etwa 12—13 mm verläuft, mündet vor dem medialen Rande des Paukentheils an der vorderen äusseren Wand der Pyramide, meist gemeinsam mit dem Canal des Trommelfellspanners. Das septum tubae nämlich, ein horizon-

---

1) Auf dieses im Innern der Tuba und am Tubenwulste vorkommende Lager von Balgdrüsen aus conglobirter Drüsensubstanz hat zunächst Gerlach (Zur Morphol. d. Tub. Eust. Sitzungsber. d. phys.-medicin. Societät zu Erlangen. 1875) beim Kinde aufmerksam gemacht und dafür den Namen „Tubenmandel, Tubentonsille“ (analog der Pharynxtonsille) vorgeschlagen. Teutleben wies nach, dass die Tubentonsille auch bei Erwachsenen ein constanter Befund ist. Eine besondere Tubentonsille wird gegenwärtig nicht immer unterschieden, sondern dieselbe als unmittelbare seitliche Verlängerung der Pharynxtonsille, was sie in der That ist, beschrieben.

tales, aufwärts concaves Plättchen, welches den canalis musculo-tubarius in die tuba ossea und den oberhalb, etwas lateralwärts, gelegenen canalis tensoris tympani trennt, indem es von dem vom tegmen tympani überdeckten lateralen Theile der vorderen äusseren Wand des Felsenbeins auf die gegenüberliegende Wand übergreift und medianwärts sich auf der vorderen Wand des carotischen Canals verliert, ist bisweilen durch längliche Einschnitte unterbrochen, die durch fibröse Streifen ergänzt werden, und reicht auch nicht immer gleich weit medianwärts. Als Fortsetzung dieser gemeinsamen Mündung des canalis musculo-tubarius sieht man gewöhnlich am Schädel ein knöchernes Bett, an dessen Bildung sich die Pyramide des Schläfenbeins und der Temporalflügel des Wespenbeins betheiligen. Die Schläfenbeinpyramide [1]) liefert dazu die ganze vordere laterale Wand des carotischen Canals, welche nach dem foramen lacerum hin sich etwas zuspitzend ausläuft, der Temporalflügel die mediale nach unten und hinten schauende Fläche seiner radix posterior. Der vordere scharfe Rand dieser Wand des carotischen Canals und der hintere Rand des Temporalflügels stossen unter einem etwas stumpfen, beinahe rechten Winkel zusammen, so dass zwischen ihnen eine tiefe Furche, die sog. fissura spheno-petrosa entsteht, welche für das ganze in Rede stehende knöcherne Bett, den sulcus spheno-petrosus (Rüdinger)[2]) eine Theilung in zwei Schenkel oder Lager markirt, von denen das eine sich auf dem Felsenbein, das andere sich auf dem Keilbein befindet; sie bildet naturgemäss den am meisten nach oben gelegenen und schmalsten Theil des sulcus. In dem der knöchernen Tuba am nächsten gelegenen Theile kann der sulcus auf eine ganz kurze Strecke zu einem Canal durch knöcherne Wände abgeschlossen werden, indem er auch nach unten und hinten durch Betheiligung des os tympanicum und der spina angularis eine Begrenzung erhält. Das os tympanicum kann nämlich zuweilen mit seinem vorderen Antheile in einen langen, nach unten gebogenen Stachel auswachsen (Zuckerkandl)[3]), während die spina

---

1) Man wolle bei der nachfolgenden Beschreibung bezüglich der Lage-Angaben im Auge behalten, dass dabei der Schädel in seiner natürlichen Haltung wie beim aufrechtstehenden Menschen gedacht ist.

2) Beitr. z. vergl. Anat. u. Phys. d. Ohrtromp.

3) Zweiter Beitr. zur Anat. des Schläfenb. (Mon. f. Ohrenkeilk. 1874, VIII, Nr. 7.

angularis, die mit ihrem spitzen Winkel zwischen die pars squamosa und pars pyramidalis des os temporale eindringt und den sulcus petrosphenoidalis von der Unterkieferpfanne scheidet, durch eine Umbiegung ihres hinteren unteren Randes nach oben, zum Abschluss des Canals nach hinten unten beitragen kann.

Die obere Wand des sulcus spheno-petrosus, die der vorderen Wand des carotischen Canals angehört und die nicht immer ganz einheitlich verläuft, sondern öfters durch Einschnitte unterbrochen ist, reicht verschieden weit gegen das foramen lacerum anticum, jedenfalls wird die fissura spheno-petrosa gegen die Wurzel des Temporalflügels breiter, der Theil des sulcus dagegen, der dem Temporalflügel gehört, setzt sich längs der unteren Fläche der hinteren Wurzel des Temporalflügels auf die Wurzel des processus pterygoideus fort und zwar als deutlichere Vertiefung, so dass er auf der Wurzel des processus pterygoideus als besondere Grube beschrieben wird — fossa scaphoidea[1]) (Cruveilhier)[2]). Diese fossa scaphoidea (auch fossa navicularis genannt) erscheint gewöhnlich sowohl nach medial- wie nach lateralwärts deutlich abgegrenzt; die scharfe, der fissura spheno-petrosa angehörende hintere Kante des Temporalflügels greift nämlich meist unmittelbar auf die scharfe Kante der lam. int. proc. pterygoid. über, so dass daraus eine lateral schwach concave bogenförmige Linie resultirt; nach unten bildet sich als Verlängerung des medialen Randes des for. ovale eine Leiste aus, die, zum Theil continuirlich, zum Theil durch einige Einschnitte unterbrochen, am Dache der fossa pteryg. medianwärts zu dem hinteren Rande der inneren Lamelle in der Weise verläuft, dass sie dem vorderen Theile der Rinne eine kahnförmige Gestalt verleiht, die auch zur entsprechenden Benennung derselben Veranlassung gegeben hat. Der mediale Rand grenzt die fossa scaphoida zunächst von dem for. lacerum, dann aber von der unteren Fläche des Keilbeinkörpers ab, und zwar von den rauhen Aushöhlungen, welche sich an ihr zwischen diesem Rande und

---

1) Bei den beschriebenen Knochenabschnitten hat man durch Namen ihre Beziehung zur Tuba Eust. andeuten wollen und nannte den oberen Theil „sulcus“, den unteren „fossa tubae Eustachii“. Obgleich diese Bezeichnung fast allgemein üblich ist, habe ich sie absichtlich vermieden, da, wie es sich später ergeben wird, der Zusammenhang zwischen diesen Vertiefungen und der Tuba nur ein sehr mittelbarer ist.

2) Anatomie descriptive. 1834.

dem proc. vaginalis befinden und gegen das for. lacerum sich fast dreiseitig verschmälern. Da diese Gruben von zahlreichen Ernährungslöchern und Gefässfurchen durchsetzt sind, so werden sie foveae asperae (Tourtual)[1]) genannt. Unterhalb der fossa scaphoidea, gleich unter ihrer schräg absteigenden lateralen Leiste, befindet sich die fossa pterygoidea, die meist gerade hier, an ihrem Anfange, ihre grösste Tiefe hat. Es kommen auch Fälle vor, wo eine Trennung zwischen den beiden Gruben gar nicht besteht, indem die beiden Platten des Gaumenflügelfortsatzes eine einzige ununterbrochene tiefe Grube zwischen sich fassen, doch diese Fälle gehören zu den Seltenheiten. Unterhalb der fossa scaphoidea, manchmal sogar von ihrer lateralen Leiste etwas überdeckt, sind die meisten der s. g. canaliculi pterygoidei gelegen, von denen namentlich zwei besonders ausgebildet sind und bisweilen eine ansehnliche Grösse erreichen, so dass sie an Durchmesser den can. vidianus oder das for. spinosum übertreffen können. Auch die fossa scaphoidea selbst ist von zahlreichen foraminibus nutritiis durchsetzt.

Die Breite der Grube kann zwischen 3—5 mm liegen, ihre Tiefe unterliegt sehr bedeutenden individuellen Schwankungen.

Die lamina interna proc. pteryg. weist an der Stelle, wo die beiden die Grube begrenzenden Kanten zusammenstossen, ungefähr in ihrer Mitte, einen verschieden ausgebildeten, nur selten fehlenden Fortsatz auf, welcher von Rebsamen[2]) mit dem Namen processus tubarius belegt wurde. Er hat ungefähr die Gestalt eines an der Spitze etwas abgerundeten Dreiecks, seine Länge ist sehr verschieden, von einer leichten hügelartigen Erhöhung steigt er bis zu einer Länge von 4 mm an; seine Breite an der Basis ist durchschnittlich 2—3 mm. Er geht von dem hinteren Rande der inneren Lamelle unter Bildung eines Winkels von 50—90° ab, so dass in derselben dadurch gewissermaassen ein Einschnitt, eine Incisur entsteht, die desto mehr auffällt, je weniger weit nach hinten der obere Theil der lam. int. reicht; nach unten geht er dagegen ganz allmählich in die Kante der lam. int. über. Der processus tubarius verläuft nicht ganz in sagittaler Ebene, sondern ist, wie der ganze hintere Rand der lam. int. etwas lateralwärts gebogen.

---

1) Neue Untersuch. üb. d. Bau d. menschl. Schlund- und Kehlkopfs. 1846.

2) Zum Mechan. d. Tub. Eust. (Mon. f. Ohrenh. 1867, Nr. 3).

An einigen Schädeln habe ich den processus tubarius vermisst, es befand sich dann gewöhnlich an der entsprechenden Stelle ein nur sehr undeutlicher Einschnitt, wobei die ganze innere Lamelle gewöhnlich etwas weniger weit nach hinten reichte. Von solchen Fällen sind aber diejenigen zu unterscheiden, in denen der proc. tubarius nur scheinbar fehlt oder auch nur scheinbar sehr klein auftritt. Es kann sich nämlich zwischen dem oberen Theile des hinteren Randes der inneren Lamelle und dem processus nachträglich eine knöcherne Verbindung ausbilden; in einem Falle sah ich beispielsweise oberhalb des mächtigen processus die Incisur durch ein wegen seiner Zartheit von der Umgebung abstechendes Knochenplättchen verwachsen.

Was die Ausbildung des sulcus petro-sphenoid. und der fossa scaphoid. bei Kindern betrifft, so kann man sie schon bei Schädeln von ganz jungen Individuen wahrnehmen, der einzige wesentliche Unterschied besteht nur in der viel geringeren Tiefe; dagegen zeigt die innere Platte des proc. pteryg. keinen proc. tubarius, auch ist an der bezüglichen Stelle kein Einschnitt zu bemerken; erst bei Schädeln von Individuen von ungefähr 14 Jahren sieht man einen rundlichen Fortsatz, der dann allmählich an Ausbildung gewinnt, er ist auch, wie ich bemerkt habe, bei Individuen von mehr vorgerücktem Alter länger und deutlicher ausgeprägt.

Die knöchernen Theile, die wir beschrieben haben, bestimmen den Verlauf des Knorpels der Tuba.

Die Befestigung des Knorpels an den Knochen wird im obersten Theile der knorpeligen Tuba dadurch bewerkstelligt, dass der Knorpel in das gezackte mediale Ende der knöchernen Tuba eingreift[1]), und zwar erstreckt sich der laterale Knorpel, der sich dem septum tubae anschliesst, weiter in den Knochen hinein, um die hier oft fehlende Knochenwand zu vervollständigen oder zu ersetzen. Die Verbindung wird durch eine fibrocartilaginöse Masse

---

1) An der Stelle, wo die knöcherne Begrenzung auch an der medialen Seite aufhört, also etwas unterhalb des Beginns der Anheftung des lateralen Knorpels, ist die engste Stelle der Tuba (Isthmus tubae), die in der Höhe $1\frac{1}{2}$—2 mm, in der Breite $\frac{1}{2}$—$\frac{3}{4}$ mm misst. Nur selten findet man an der unteren Vereinigungsstelle des Knochens mit dem Knorpel eine nach dem Lumen zu convexe Knickung, vielmehr ist der Uebergang gewöhnlich ein ganz allmählicher.

hergestellt, deren Gewebe sich in den Knorpel ohne deutliche Grenze fortsetzt.

Bei Beginn der fissura spheno-petrosa erhält aber der Knorpel eine besondere Befestigungsmasse durch die s. g. fibrocartilago basilaris, die Fortsetzung derjenigen faserig-bindegewebigen Bandmasse, welche die untere Fläche des pars basilaris des os occipitis, die foveae asperae des Keilbeinkörpers überzieht, dann das foramen lacerum ant. ausfüllt und sich schliesslich auf die in ihm zusammenmündenden fissura spheno-petrosa und fissura petro-basilaris, sowie auf die dieselben begrenzenden Knochen fortsetzt. Diese feste, nicht unelastische Bandmasse hält im ganzen Verlauf der Tuba namentlich ihren Dachtheil fest, indem sie dessen obere convexe Fläche überzieht, ausserdem erhält aber im oberen Theile zunächst die laterale Platte einige Züge derselben, während die mediale genügend durch die Anheftung an die knöcherne Tuba fixirt ist. Dann aber, sobald die mediale Platte an Mächtigkeit gewinnt, also ungefähr am vorderen Rande der spina angularis, tritt die fibrocartilago auch an sie heran und tritt mit ihr in innige Verbindung, während der Knorpelhaken nach und nach vollständig frei wird. Erst im untersten Theile, dicht am ostium pharyngeum ändert sich wiederum das Verhältniss in der Weise, dass, während die mediale Platte frei und in hohem Grade beweglich wird, die laterale an den processus tubarius und da, wo sie die lam. int. proc. pteryg. überragt (etwa um 2 mm), durch einen schmalen Fortsatz der fibrocartilago basilaris befestigt wird.

Der processus tubarius sowie das mediale Ende der knöchernen Tuba sind die einzigen Knochentheile, die in direkte Berührung mit dem Tubenknorpel treten; nach oben hin und zum Theil lateralwärts trennt sie die fibrocartilago basilaris, seitwärts aber, wo der laterale Knorpelhaken frei von ihr ist und genau der Mitte des dem Temporalflügel angehörenden Abschnittes des sulcus petrosphenoidalis, sowie der Mitte der fossa scaphoidea entsprechend verläuft, wird der Knorpel von diesen knöchernen Theilen durch den Ursprung des m. tensor veli (spheno-salpingo-staphylinus), der nicht nur von dem lateralen Knorpelhaken, sondern auch von der spina angularis, dem hinteren Rande der hinteren Wurzel des Temporalflügels, sowie von der ganzen fossa scaphoidea[1]) entspringt, vollkommen geschieden.

1) Huschke (Sömmering's Eingeweidelehre) nennt deshalb diese Gruppe

Die Fixation des Tubenknorpels ist von besonderem Werthe für den Mechanismus der Tuberöffnung, die das Resultat der Action mehrerer Muskeln[1]) ist.

1. Der Tensor veli[2]) hat ausser den oben genannten Knochenpunkten den lateralen Knorpelhaken und die daran stossende membranöse Tuba zum Ursprung, verschmälert sich gegen den hamulus pterygoideus, um den er sich mit seiner platten Sehne windet, um sich gegen den harten Gaumen hin auszubreiten. Er zieht den lateralen Knorpelhaken, sowie die membranöse Tuba nach abwärts, wodurch er zur Erweiterung des Tubenlumens beiträgt.

2. Der Levator veli[3]) entspringt am Schläfenbein vor dem canalis caroticus und an dem zunächst liegenden knorpeligen und membranösen Theile der Ohrtrompete; weiter nach unten folgt er als plattcylindrischer Muskelbauch dem Laufe der Tuba, durch Bindegewebe an ihren unteren Boden an der Grenze der knorpeligen und membranösen Tuba angeheftet, durch die fascia salpingo-pharyngea von dem tensor veli geschieden. Er kreuzt sich an der pharyngealen Tubenmündung mit dem m. salp. phar. und inserirt schliesslich in 3 Portionen getheilt (Luschka) im weichen Gaumen. Urbantschitsch[4]) beschreibt ausserdem eine bei einigen Präparaten gefundene kleine Muskelschleife, welche ungefähr in der Mitte der knorpeligen Tuba von dem levator sich abzweigte und nahe dem ost. phar. mit der pars membranacea durch Bindegewebe verbunden erschien. Bei der Contraction des Levator veli wird das Gaumensegel und der Boden der Tuba nach oben gedrängt, dadurch zugleich die mediale Knorpelplatte nach oben verschoben. Er übt also eine das ostium pharyngeum verengende Wirkung aus.

3. M. salpingo-pharyngeus[5]). Dieser Muskel setzt sich mit

---

fossa tensoris palati, ein Name, der jedenfalls entsprechender ist, als fossa tub. Eust.

1) Von den unendlich complicirten Verhältnissen der Tubenmuskeln hebe ich hier nur das hervor, was für die nachfolgende Darstellung wesentlich ist, und übergehe die zahlreichen Einzelheiten und Controversen, auf die ich ein andermal eingehen zu können hoffe.

2) Spheno-salpingo-staphylinus, spheno-staphylinus, abductor, dilatator tubae.

3) Petro-salpingo-staphylinus.

4) Jahrb. Wiener Aerzte 1875. l. c. p. 41.

5) Retrahens tubae.

einer flachen Sehne an den untern Rand der medialen Knorpelplatte, mit einigen Fasern auch an die zunächst liegende Schleimhaut an und, nach unten hin breiter werdend, gesellt er sich nach verschieden langem Verlauf zu den Bündeln des m. palato-pharyngeus. Oft löst sich sogar der m. salpingo-pharyngeus gar nicht als ein besonderer selbständiger Muskel von dem Körper des palato-pharyngeus ab und kann selbst gänzlich fehlen. Er wird dann ersetzt durch die von Zuckerkandl[1]) zuerst unter dem Namen ligg. salpingo-pharyngea beschriebenen Sehnenbündel, die jedoch auch neben dem m. salpingo-pharyngeus auftreten. Nach Abhebung der Schleimhaut sieht man nämlich von dem unteren pharyngealen Ende der medialen Knorpelplatte eine Reihe sehniger oder elastischer, an Länge, Zahl und Stärke mannigfach variirender Stränge entspringen, die als Verdickung der Fascie auftreten und nach unten zu den Pharynxmuskeln ziehen und namentlich mit dem m. pharyngo-palatinus zusammenhängen. Ausser diesen Sehnenfäden sieht man unter der Schleimhaut noch andere Bündel derselben, die ebenfalls von dem unteren Ende der medialen Platte, dabei auch von dem Tubenboden entspringen, jedoch medianwärts in dem weichen Gaumen sich verlieren, und endlich mehrere Bündel, die von dem lateralen Knorpelhaken entspringen, sich fächerförmig ausbreiten, um in dem weichen Gaumen zu inseriren, wobei die untersten in einem verschieden weiten Bogen die Tubenmündung umkreisen und sich zum Theil auch mit den vom medialen Knorpel entspringenden verbinden. Da diese beiden letzteren Ligamente, die Zuckerkandl zusammen ligg. salpingo-palatina nennt, nur bezüglich ihres Verlaufs zum weichen Gaumen ähnlich, dagegen sowohl in ihrem Ursprunge, als auch in ihrer Wirkung ganz verschieden, gewissermaassen Antagonisten sind, so wäre es zweckmässig, sie nicht mit ganz demselben Namen zu belegen, sondern das vom lateralen Knorpel entspringende als lig. salpingo-palatinum ant., das von der medialen Platte entspringende Bündel ligam. salp.-pal. post. zu bezeichnen. Urbantschitsch (l. c.) vindicirt dem lig. salpingo-pharyngeum eine viel grössere Bedeutung, als dem musc. salpingo-pharyngeus bei der Eröffnung der pharyngealen Tubenmündung, resp. bei dem Einwärts- und Rückwärtsziehen des

1) Zur Anat. und Phys. d. Tub. Eust. (Monatsschr. f. Ohrenheilk. 1873, Nr. 12).

medialen Tubenknorpels, sowie bei der straffen Anspannung der plica salpingo-pharyngea; er schlägt dafür den Namen lig. retrahens tubae, entsprechend dem m. retrahens tubae, vor.

Die Wirkung der beschriebenen Muskeln und Ligamente beruht darauf, dass durch ihre Contraction im ganzen Verlaufe der Tuba ein kreisrundes Lumen gebildet wird, welches den Austausch zwischen der äusseren und der in der Paukenhöhle enthaltenen Luft gestattet. Unten kommt dieselbe zu Stande durch Verschiebung der medialen Platte nach oben und hinten, bewirkt durch den m. salpingo-pharyngeus, während der m. levator veli bei seiner Contraction den medialen Theil des Bodens der Tuba hebt, dabei den medialen Knorpel nach aufwärts drängt, wodurch er zwar eine Verkleinerung des Lumens des Ostiums herbeiführt, ihm aber zugleich im lateralen Theile eine rundliche Gestalt verleiht. Weiter nach oben, wo die mediale Platte fixirt ist, kommt die wichtigste Rolle dem freibeweglichen lateralen Knorpelhaken zu, dieser wird nämlich sammt dem lateralen Theile der häutigen Tuba lateralwärts abgezogen, so dass auch im oberen Theile eine bedeutende Erweiterung des Lumens zu Stande kommt.

Verlauf der knorpeligen Tuba.

Nach Henle[1]) hat die Tuba Eustachii im ganzen eine fast genau zwischen der transversalen und sagittalen diagonale Richtung, mit einer Neigung des Schlundendes nach unten; mit der transversalen Axe des Gehörganges bildet sie einen ∢ 135°, mit der Horizontale ∢ 30°, mit der Nasenscheidewand ∢ 130—140°, dadurch liegt das ost. phar. um 1,6—1,8 cm vor dem ost. tymp. und um 2,4—2,6 cm tiefer, als das letztere (Huschke)[2]). Diese Angaben gelten jedoch nur für die Tuba Erwachsener, die Tuba des Kindes verläuft nahezu horizontal[3]). Da die knöcherne Tuba auch bei Erwachsenen wenig von der Horizontale abweicht, so betrifft diese Aenderung der Richtung namentlich die knorpelige

---

1) Handb. d. syst. Anat. 2. Aufl.

2) Sömmerring's Eingeweidelehre.

3) Tröltsch, Lehrb. d. Ohrenh.

Tuba, und die Ursache dieser Thatsache ist zu suchen in der verschiedenen Lage ihrer knöchernen Ansatzpunkte (Kunkel)[1]).

Die Ansatzpunkte der Tube, die processus pterygoidei des Keilbeins und die Felsenbeinpyramide erfahren gegeneinander mit vorrückendem Alter verschiedene Lageveränderungen in den verschiedenen Ebenen. Während beim Neugeborenen der obere und untere Ansatzpunkt, also einmal an der Pyramide und dann an der lam. int., in gleichem Niveau mit dem harten Gaumen liegen, steht beim Erwachsenen die untere Fläche der Pyramide über 25 mm, der proc. tubarius 12—14 mm höher als der harte Gaumen, dabei steigt der Winkel zur Medianlinie allmählich von 30 auf 40⁰ und der Winkel zur Transversalebene nimmt dem entsprechend stufenweise ab. Diese verschiedene Lage resultirt daraus, dass die Felsenbeinpyramide allmählich höher steigt, die Flügel des Keilbeins dagegen eine beträchtliche Vergrösserung zeigen und nach hinten und unten rücken. Die Ursache dieser Ortsveränderungen sucht Kunkel in dem Wachsthum des Körpers des Keilbeins einerseits, welcher wegen des besonderen Verhaltens der synchondrosis sphenobasilaris, die nach Virchow[2]) erst im 16—20. Jahre obliterirt, sich gegen die übrigen Knochen senkt, und in dem Wachsthum des Gaumenbeins resp. Oberkiefers andrerseits, der beiden Knochen also, mit denen die Keilbeinflügel in Verbindung stehen und denen sie in ihrem Wachsthum folgen müssen. Da hierbei der Wachsthumsexponent des Oberkiefers (1 : 1,7) beträchtlicher ist, als der Exponent des Keilbeinkörpers (1 : 1,3), so beschreiben die Keilbeinflügel eine Kreislinie um ihre von oben nach unten verlaufende Achse, wodurch aus der nach vorn convergirenden Stellung der gleichnamigen Platten beider Seiten, also besonders der laminae internae, im kindlichen Alter nach und nach eine der Medianebene des Schädels parallele Lage resultirt, bei wenigen Schädeln sogar Convergenz nach hinten, was unter anderem auch das bedeutende Längenwachsthum der knorpeligen Tuba erklären hilft.

Während die Beobachtungen Kunkels bezüglich dieser Lageveränderungen der knöchernen Ansatzpunkte der knorpeligen Tuba unbestritten geblieben sind, haben sie bezüglich ihrer Ursachen durch

---

1) Die Lageveränderung der pharyngealen Tubenmündung während der Entwicklung. Hasse's Anat. Studien Bd. I.

2) Schädelgrund p. 31.

Zuckerkandl[1]) eine andere Deutung erfahren. Nach seinen Untersuchungen hängt diese Lageveränderung ausschliesslich vom Wachsthum des infraorbitalen Nasentheils ab, mit dessen Zunahme der harte Gaumen nach und nach herabsteigt.

Die pharyngeale Tubenmündung.

An dem ostium pharyngeum tubae unterscheidet man: zwei Lippen (Labia), eine viel mächtigere hintere (mediale) und eine vordere (laterale), die oben unter Bildung eines Winkels zusammenstossen, und den Boden der Tuba.

Hintere Tubenlippe

(Tubenwulst + plica salpingo-pharyngea und der Rosenmüller'schen Grube).

Die hintere Tubenlippe, der obere Winkel und auch der oberste Theil der vorderen Lippe wird von dem Tubenwulste eingenommen. Der Tubenwulst wird wesentlich durch den Tubenknorpel gebildet, deshalb bestimmt sich seine Gestalt im Ganzen nach den Contouren desselben, sein Volumen wird aber durch die drüsenreiche Schleimhaut und das Gewebe der Rachentonsille, welche den Wulst bekleidet, um sich in das Innere der Tuba umzuschlagen (Tubentonsille), in dem Maasse vergrössert, dass, während beim Knorpelwulste die Dicke durchschnittlich 4—5 mm beträgt, sie beim gesammten Tubenwulste bis zu 10, sogar mehr mm steigen kann. Das äussere Aussehen des Tubenwulstes ist wegen der hindurchschimmernden Drüsen und ihrer Ausführungsgänge, sowie wegen des Tonsillengewebes uneben, höckerig, mit zahlreichen Pünktchen besät, was man jedoch meist erst bei erhärteten Präparaten zu sehen bekommt oder an frischen nur dann, wenn man den glutinösen Schleim, der die Schleimhaut auf dem Tubenwulste sowohl als auch rings um das Tubenostium, schliesslich das Ostium selbst bedeckt, sorgfältig entfernt. Durch verschiedene pathologische Zustände der Schleimhaut, die leicht an den Krankheiten der gesammten Rachenschleimhaut theilnimmt, kann auch der Tubenwulst manche Veränderung erleiden. Ebenso, wie er nämlich durch Schwellung der gefässreichen Schleim-

---

1) Zur Morphol. d. Gesichtsschädels 1877. (Nach Urbantschitsch, Lehrb. d. Ohrenh.)

haut ein ödematöses Aussehen und eine bedeutende Volumzunahme erhalten, oder durch verschiedenartige Geschwülste verändert werden kann, bildet sich bisweilen bei Atrophie der Schleimhaut sein mucöser Ueberzug so zurück, dass der geblich-weissliche Knorpel hindurchschimmert. — Gemäss der Befestigung des unteren Knorpelendes am Knochen nimmt der Tubenwulst gewöhnlich seine Richtung von vorn oben nach hinten unten. Der vordere obere Theil desselben, der auf die vordere Tubenlippe übergreift, stösst unter einem beinahe rechten Winkel mit der Begrenzung der Choane zusammen und überragt dieselbe um einige, etwa 2—3 mm, medianwärts. Nach oben hin ist er theils durch den alsbald näher zu besprechenden sin. faucium sup. abgegrenzt, theils geht er ohne deutliche Begrenzung in das Pharynxdach über. Der hintere Theil, der sich von der hinter ihm liegenden Rosenmüller'schen Grube scharf abhebt, bildet den bedeutend mächtigeren, dickeren und längeren Theil des Wulstes und, da die mediale Knorpelplatte länger ist, als die laterale, so überragt der mediale Wulst bedeutend die vordere Tubenlippe, springt daher stark gegen die Medianebene vor, wodurch die ganze Tubenmündung eine mehr frontale, als sagittale Lage erhalten kann.

Doch habe ich von dieser regelmässigen Lage und Gestaltung des Tubenwulstes manche Abweichungen beobachtet. Anstatt nämlich nach hinten und unten, wie in den Fig. 1 und 2, verläuft bisweilen sein medialer Theil mehr horizontal (Fig. 3 und 4), mit einer nur sehr geringen Neigung nach unten. Natürlich giebt es zwischen dieser beinahe horizontalen Lage und der häufigsten schiefen Lage zur Horizontalebene, die ungefähr unter Bildung eines ∢ von 45—50^{0} stattfinden mag, manche Zwischenstufen (vergl. Fig. 5, 6, 7). Ferner ist bisweilen die mediale Knorpelplatte kürzer, auch dünner, als gewöhnlich, so dass der Tubenwulst sich wenig von der Umgebung abhebt und die vordere Tubenlippe nicht nur nicht überragt, sondern sogar hinter dem äusseren Rande der Choane zurückbleibt (Fig. 8). Das hintere untere Ende des Tubenwulstes verjüngt sich gewöhnlich zu einer wulstigen, drüsigen Schleimhautfalte, der sog. plica salpingo-pharyngea[1]). Der Uebergang des Tubenwulstes in die einer festen, knorpeligen Grundlage entbehrende Schleimhautduplicatur ist gewöhnlich ein ganz unmerklicher, nur selten findet sich an dieser Stelle eine

1) Wulstfalte (Zaufal).

Einsenkung. Die plica salpingo-pharyngea zieht vom Tubenwulste nach unten, jedoch nicht ganz der plica salpingo-palatina parallel, wie Tourtual[1]) und Zaufal[2]), bei denen wir die genaueste Beschreibung dieser Falte finden, angeben, sondern mit etwas mehr nach hinten gerichtetem Verlauf, dessen Richtung durch den Tubenwulst selbst wesentlich angegeben wird. In dieser Richtung an der Seitenwand des Cavum pharyngo-nasale und Cavum pharyngo-orale verlaufend verflacht sie sich stufenweise, um an den oberen Rand des arcus pharyngo-palatinus sich anzulegen.

Die plica salpingo-pharyngea folgt im Wesentlichen dem Zuge des m. salpingo-pharyngeus, ist jedoch nicht ausschliesslich als Relief dieses Muskels zu betrachten, sondern zu ihrer Ausbildung trägt in hohem Grade die drüsenreiche Schleimhaut, welche von dem Tubenwulste auf den Muskel übergreift, bei. Von der Ausbildung dieser sie zusammensetzenden Elemente hängt auch das Vortreten der Wulstfalte in den Nasenrachenraum ab. Ihr Vorspringen gegen die Medianebene wird namentlich bedingt, gemäss ihrem Ursprunge vom Tubenwulste, von dem stärkeren oder schwächeren Vortreten desselben, wie Zaufal mit Recht hervorhebt, so dass bei wenig hervortretendem Tubenwulst die plica salpingo-pharyngea knapp an der Seitenwand des Pharynx liegt (Fig. 9), dagegen bei stark entwickeltem Tubenwulste mehr medianwärts vorgeschoben ist. Entsprechend der Ausbildung des m. salp.-phar. und der Dicke der Schleimhaut ist die Falte bisweilen nur 4—5 mm breit und verliert sich nach kurzem Verlauf (vergl. Fig. 10), bisweilen wiederum erscheint sie dick, wulstig, bis 10 mm breit und verschmilzt erst nach einem Verlauf von 6—7 cm mit dem arcus pharyngo-palatinus (vergl. Fig. 1). Dabei kann man wahrnehmen, dass die Falte, wenn sie kurz ist, mehr nach vorn, dagegen, wenn sie länger ist, mehr nach der hinteren Pharynxwand zu gerichtet ist; es beruht dies darauf, dass der m. salpingo-pharyngeus, wenn er kurz ist, einen mehr nach vorn gekehrten Verlauf nehmen muss, um den m. pharyngo-palatinus zu erreichen, dagegen, wenn er länger ist, bei gerade nach unten gekehrtem Verlauf mit seinen Fasern zusammentrifft. Zaufal (l. c.) bemerkt, dass er einmal die Wulstfalte gabelig getheilt fand, mit einem

---

1) Untersuchungen üb. den menschlichen Schlund- und Kehlkopf.

2) Plica salp.-phar. (Arch. f. Ohrenh. Bd. XV).

medialen kürzeren und einem lateralen längeren Schenkel, einmal war sie wiederum in der Mitte, wie mit einem Einschnitt, in eine hintere und vordere Hälfte getheilt; ich glaube in beiden Fällen eine etwas ungewöhnliche Insertion des m. salpingo-pharyngeus annehmen zu dürfen, indem vielleicht der Muskel in seinem oberen Theile in zwei deutlich ausgebildete Portionen getheilt war.

Ziemlich oft bemerkt man einen vollständigen Mangel der plica salpingo-pharyngea, was mit dem Fehlen des m. salpingo-pharyngeus im Zusammenhang zu stehen scheint. Der Tubenwulst endet dann gewöhnlich mit einer kolbenförmigen Verdickung oder mit einer Umbiegung seines schmalen Endes nach vorn (vergl. Fig. 2 und 8).

Der Tubenwulst bei Kindern zeigt manche Abweichungen von den beschriebenen Verhältnissen. Wegen der mehr horizontalen Lage des medialen Knorpels hat auch der Tubenwulst eine mehr horizontale Lage, und, da die mediale Knorpelplatte der lateralen an Länge ganz gleich ist, so lässt sie den Tubenwulst in seinem medialen Theile wenig in das Cavum pharyngo-nasale vorspringen (Fig. 11), ertheilt in Folge dessen der ganzen Tubenmündung hinsichtlich ihres Breitendurchmessers eine genau sagittale Lage; da ausserdem der Knorpel eine nur sehr kleine Verdickung an seinem pharyngealen Ende aufweist, so zeigt auch der Tubenwulst eine nur sehr geringe vorn und hinten gleichmässige Breite. Die Schleimhaut ist zart, das tonsilläre Gewebe sehr verschieden ausgebildet, so dass bisweilen die dünne Schleimhaut den weissen Knorpel hindurchschimmern lässt (Fig. 12), bisweilen wiederum ein mächtiges Drüsenlager den Knorpel bedeckt (Fig. 13). Die plica salpingo-pharyngea zeigt keine bemerkenswerthen Abweichungen. Sie tritt gewöhnlich zwar nur sehr wenig hervor, ist aber meist deutlich zu erkennen. Sie setzt sich ebenso, wie beim Erwachsenen, an die arcus pharyngo-palatini an, da aber dieselben beim Kinde eine viel mehr horizontale Lage haben, so ist sie verhältnissmässig viel kürzer, als beim Erwachsenen (Fig. 11 und 12). Bisweilen stellt sich die plica salpingo-pharyngea beim Kinde als eine sehr dicke, wulstige Falte mit unregelmässiger Oberfläche dar (Fig. 13); da aber in solchen Fällen stets zugleich eine über das normale Maass hinausreichende Tonsilla pharyngea anzutreffen ist, und ebenso das Drüsenlager auf und unter dem Tubenknorpel, so darf wohl diese abnorme Entwickelung der

Wulstfalte als Resultat der Hypertrophie der tonsillären Substanz anzusehen sein.

Hinter dem Tubenwulste und der plica salpingo-pharyngea treffen wir die sog. Rosenmüller'sche Grube (fossa Rosenmülleri, recessus pharyngis, recessus infundibuliformis, sinus faucium, lacuna pharyngis).

Diese Grube war bereits, wie aus einer Stelle seiner Schriften deutlich hervorgeht, Albrecht von Haller[1]) nicht unbekannt. Rosenmüller[2]) beschreibt die nach ihm benannte Grube nur als eine „tiefe hinter der Eustach'schen Röhre befindlichen Grube, an welcher der Rachen seine grösste Ausdehnung von einer Seite zur andern hat." Eine viel genauere Beschreibung dieser Region finden wir bei Tourtual[3]), der aber anstatt der einen von Rosenmüller erwähnten Grube drei Vertiefungen beschreibt. Oberhalb des Tubenwulstes, nach hinten von der halbmondförmigen Schleimhautfalte am oberen äusseren Rande der Choane (plica salpingo-nasalis) bildet die Rachenhöhle eine geringe Einsenkung (sinus faucium superior), deren Schleimhaut, die eine direkte Fortsetzung des den Tubenwulst auskleidenden Schleimhautüberzuges ist, fest mit der die foveae asperae des Keilbeinkörpers (s. o.) überziehenden Schicht der fibro-cartilago basilaris verwachsen ist. Diese Einsenkung entspricht der abgerundeten Kante zwischen dem Dach und der Seitenwand des Pharynx, sie geht deshalb nach oben unmittelbar in das Dach und schliesslich in die Hinterwand des Schlundkopfes über. Sie ist gewöhnlich flach gewölbt (Fig. 1, 19), nur selten etwas tiefer (Fig. 6), besitzt meist eine ziemliche Breite, kann aber auch zu einer ganz schmalen Furche (Fig. 7) reducirt werden. Die äussere, obere, hintere Grenze des sinus macht ein nicht ganz beständiges Schleimhautfältchen, welches von der Schleimhaut des Tubenwulstes zum Pharynxdach

1) Elementa physiologiae. Vol. VI, Lib. XVIII, Sect. III. „Glandulae pharyngis: nusquam eae desunt, adsunt tamen uberiores qua pharynx ex naribus continuatus os occipitis subtendit. Ea in sede vidi in lineas rectas radiatas disponi (habet fere similia Morgagnus, Santorinus). Ductum communem aliquando ibi repertum fuisse lego. Lacunas et circa tubam Eustachianam longas vidi et magnam aliam medio inter tubas loco." (Die letztere „magna alia lacuna" dürfte wohl die bursa pharyngea sein.)

2) Chirurgisch-anatomische Abbildungen. 1805.

3) l. c.

hinaufsteigt (Fig. 6). Nach aussen von diesem Fältchen beschreibt Tourtual eine gegen die untere Fläche des Felsenbeins schräg aufsteigende trichterförmige Ausbreitung des Schlundkopfes (recessus infundibuliformis), welche sich in die Flügel des Gewölbes (Tourtual) hineinerstreckt. Nach unten setzt sich dieser recessus infundibuliformis in den sinus faucium lateralis fort, welcher bis an den concaven Rand des constrictor pharyngis supremus reicht. Die Unterscheidung eines recessus infundibuliformis und eines besonderen sinus faucium lateralis hat sich bei späteren Autoren nicht aufrecht erhalten, da in der That eine natürliche Grenze zwischen diesen Theilen nicht besteht, sondern dieselben vielmehr ein einheitliches Ganzes bilden; deshalb werden diese Theile gewöhnlich zusammengefasst und bald recessus infund., bald sin. fauc. lat. genannt. Ich vermag ebenfalls nur 2 Abtheilungen der Rosenmüller'schen Grube, den sinus superior und den sinus lateralis, anzuerkennen.

Die sinus faucium laterales liegen also in den sog. lateralen Flügeln des Nasenrachenraums, zwei Ausbreitungen, die bei dem Zusammenstoss des oberen Theils der seitlichen und hinteren Pharynxwand durch die an dieser Stelle gerade von Muskeln freie und nur aus Schleimhaut und Fascien bestehende Pharynxwand dadurch gebildet werden, dass die lig. pharyngea lateralia nach oben hin bedeutend divergiren, um sich an der Schädelbasis an die seitlichen Ausläufer der fibro-cartilago basilaris unter dem vorderen Rande des foramen caroticum externum anzuheften. Die sinus sind demnach seitwärts durch das lig. phar. lat. begrenzt, oben stossen sie an die fibro-cartilago basilaris, vor ihnen liegt seitwärts die mediale Knorpelplatte, der m. petro-salpingo-staphylinus, sowie der m. spheno-salpingo-staphylinus und ein kleiner Theil des m. pterygoid. internus, medianwärts der Tubenwulst und der obere Theil der plica salpingo-pharyngea, hinter ihnen die Flexoren des Halses, die von der drüsenreichen hinteren Pharynxwand bedeckt werden, ihre untere Grenze wird durch den concaven Rand des constrictor pharyngis supremus gebildet. Nach unten geht der sinus lateralis in die Furche zwischen der hinteren und seitlichen Wand der pars oralis des Schlundkopfes über. Diese Furche (Fig. 1, s. ph. o. l.), die wir sulcus pharyngo-oralis lateralis nennen wollen, hat nur eine sehr untergeordnete Bedeutung. Sie entsteht nur durch den Zusammenstoss der durch die mm. longi cap. ant. emporgewulsteten hinteren Pharynxwand

und der an der Seitenwand herabziehenden plica salp.-phar., ist demnach hinsichtlich der Tiefe von der mehr oder minder gegen die Medianebene vorspringenden plica salp.-phar. abhängig, hinsichtlich der Breite von der mehr oder minder grossen Entfernung der plica von der hinteren Wand, wodurch es kommt, dass die Furche bisweilen einen nur ganz engen Spalt darstellt (Fig. 1 und 10), ein andermal wiederum eine Breite von mehreren mm gewinnt (Fig. 15), schliesslich bei sehr schwach ausgebildeten plicae salp.-phar. oder bei ihrem Mangel vollkommen fehlen kann (Fig. 2 und 8). Der Uebergang zwischen dem sinus lateralis und dieser Furche ist entweder ein ganz allmählicher oder ein schroffer. Zuweilen gestaltet sich nämlich das Verhältniss in der Weise, dass sich der sinus nach unten stufenweise nach und nach verflacht, zuweilen hat er wiederum in seiner ganzen Länge eine bedeutende Tiefe, so dass der concave Rand des constrictor supremus scharf hervortritt (Fig. 3 und 14). Der sinus faucium lateralis zeigt eine sehr wandelbare Tiefe und Breite. Die Tiefe kann nach den von mir beobachteten Fällen 0 bis 17 mm betragen. Sie wird bedingt durch die verschiedene seitliche Ausbreitung der Flügel des Schlundkopfes und die verschiedenen Verhältnisse der sie auskleidenden Schleimhaut. Dem gegen die Medianlinie vorspringenden Tubenwulste schreibe ich nur eine untergeordnete Bedeutung in dieser Beziehung bei, jedenfalls scheint er mir zur Tiefe der Grube nicht in dem Maasse beizutragen, wie es Zaufal, Tillaux, Hyrtl und viele Andere behaupten. Sie stellen nämlich das Verhältniss des Tubenwulstes zu der Rosenmüller'schen Grube, also speciell zum sinus faucium lateralis in der Weise dar, dass die Grube wesentlich durch das Vorspringen des Wulstes gegen die Medianebene zu Stande komme. Indess findet man bei einer umfangreicheren Betrachtung, dass bei sich gleich bleibenden Wülsten die Tiefe der sinus sehr bedeutende Schwankungen zeigt, und man trifft auch einerseits bei schwachen Wülsten tiefe, andererseits bei sehr starken Wülsten ganz seichte Rosenmüller'sche Gruben. Die Thatsache, dass man bei wenig in den Nasenrachenraum vorspringenden Wülsten oft sehr kleine Rosenmüller'sche Gruben findet, scheint mir keineswegs für die Ansicht der oben genannten Autoren zu sprechen. Auch die Worte Tourtual's: „Die seitlichen Ausbreitungen der Schlundkopfhöhle erstrecken sich in die Flügel des Gewölbes hinein, und eben dadurch ragt die obere Wand der im sulcus tubae absteigenden knorpeligen Ohrtrompete etwa einen halben Zoll in die Rachen-

höhle hinein und erhält eine Bekleidung von ihrer Schleimhaut" möchte ich nur insofern gelten lassen, als sie sich nicht auf das Vortreten des Tubenwulstes in Abhängigkeit von der Tiefe der Grube, sondern nur auf die Thatsache beziehen, dass der vor dem Tubenwulste liegende Theil der medialen Platte die vordere Wand der Grube bildet, also einen ihrer Tiefe entsprechenden Schleimhautüberzug erhält. Das Vortreten des Tubenwulstes selbst in die Rachenhöhle und die Tiefe des sinus lateralis möchte ich dagegen als zwei im Wesentlichen von einander unabhängige Momente hinstellen.

Die verschiedene Breite des sinus lateralis, an seiner medialen Oeffnung wenigstens, wird, da der sinus zwischen dem Tubenwulste und der hinteren Pharynxwand liegt, zunächst durch den Tubenwulst beeinflusst, der im Verhältniss zu seiner Dicke bald mehr, bald weniger das Gebiet der Rosenmüller'schen Grube einschränkt, mehr aber noch durch die hintere Pharynxwand, welche bei stark entwickelter Tonsilla pharyngea beträchtlich gegen die Schlundhöhle vorspringen kann, zumal da die mm. longi capitis ant. dieselbe beiderseits in Form von Wülsten vordrängen. Der sinus kann demgemäss äusserlich von einem sagittalen Spalt (Fig. 1, 10, 13) bis zu einer über 1 cm breiten Grube (Fig. 15) variiren. Die Tonsilla pharyngea ist es auch, durch welche die beschriebenen Theile eine bedeutende Veränderung erleiden können. Das Dach der Pharynx und die Hinterwand des Cavum pharyngo-nasale wird nämlich durch diese von Lacauchie[1]) zuerst als Tonsille beschriebene[2]) Masse von conglobirter Drüsensubstanz ausgekleidet, welche meist in longitudinaler Richtung in mehrere Balken zerklüftet ist und in ihrer Mitte häufig eine Schleimhöhle mit länglich-rundlicher Oeffnung, von Mayer „bursa pharyngea" genannt, enthält. Das Gewebe der Tonsille erstreckt sich über den ganzen nasalen Theil der Rosenmüller'schen Grube, um auf dem Tubenwulste und der plica salpingo-pharyngea sich in dünner Lage auszubreiten. Demgemäss zeigt die Schleimhaut in den Buchten eine unregelmässige, unebene, oft in quere Falten gelegte Oberfläche (z. B.

---

1) Traité d'hydrotomie. 1853.

2) Diese Ansammlung von Drüsensubstanz war auch älteren Autoren keineswegs unbekannt, so u. a. Haller, wie man aus der oben angeführten Stelle folgern muss.

Fig. 15.) Ausserdem sind aber die recessus pharyngis sehr oft durch förmliche Balken adenoider Substanz oder durch Schleimhautbänder zerklüftet, welche von der hinteren Pharynxwand auf den Tubenwulst übergreifen und so der Grube ein gitterartiges Aussehen verleihen; in einem Falle (Fig. 8) fand ich den obern Theil der Grube von drei über einander gelegten Falten in der Weise durchzogen, dass zwischen der höheren und unteren jedesmal eine etwa 3 mm tiefe Tasche entstand. Die Falten können auch mit einander anastomosiren, so dass sie ein förmliches Netzwerk bilden (vergl. Fig. 3, 14, 15), dessen Maschen rundliche verschieden grosse Grübchen ausmachen. Gewöhnlich sind diese Schleimhautfalten und diese Schleimhautbalken mit dem Boden der Grube mehr oder weniger verwachsen, es kommen jedoch auch Fälle vor, wo ein Schleimhautband direkt vom Tubenwulst auf die hintere Wand übergreift, sich also über die Rosenmüller'sche Grube brückenartig überspannt, diese Schleimhautbrücken sind bald ganz schmal (Fig. 16), bald, wie in einem mir vorliegenden Falle, 3 mm breit (Fig. 5). Die Schleimhautbalken können sich so vermehren und so ausbreiten, dass von der ganzen Grube kaum etwas übrig bleibt, wie z. B. in Fig. 2, wo eine ganz unbedeutende ovale Vertiefung übrig geblieben ist, die noch in der Tiefe durch einen Schleimhautbalken getheilt ist, oder wie in Fig. 17, wo sie auf einen engen (1,5 mm), beinahe horizontalen, seitlich vom oberen Tubenwulstrande verlaufenden Spalt von etwa 1 cm Länge reducirt ist, der wohl in der Weise entstanden sein mag, dass der sin. fauc. lat. in seinem untern Theile durch verschmolzene Schleimhautbalken schliesslich ganz verwachsen ist, und nur unter der den sin. fauc. sup. abgrenzenden Schleimhautfalte dieser enge Spalt übrig geblieben ist. Gar nicht selten ist eine vollkommene Verwachsung des recessus, so dass er auch bei einem sehr bedeutend gegen die Medianlinie vorspringenden Tubenwulste gänzlich fehlt, und hinter dem Tubenwulste nur die abgerundete Kante zwischen der seitlichen und hinteren Pharynxwand zu sehen ist. Einen exquisiten Fall in dieser Beziehung erwähnt Luschka[1]), in dem die „Rosenmüller'schen Gruben nicht bloss gänzlich vermisst wurden, sondern die hinter den Tubenmündungen liegenden Stellen nach hinten convergirten unter Bildung eines Dreiecks mit einem Grübchen."

---

1) Schlundkopf des Menschen. p. 30.

Ich hatte Gelegenheit zwei ganz ähnliche Fälle zu beobachten, in denen hinter dem Tubenwulste keine Einsenkung mehr wahrzunehmen war, in einem dieser Fälle (Fig. 4) zeigte die Schleimhaut ganz schwache, hellere quere Steifen, welche wahrscheinlich den Verlauf der früher vorhandenen Schleimhautbalken andeuteten. Eine solche Verwachsung der Rosenmüller'schen Grube kann wohl in gewissem Grade die Locomotionsfähigkeit der medialen Knorpelplatte einschränken, jedoch nicht vollkommen aufheben, da das sie ausfüllende Gewebe nachgiebig genug ist, um bei der Muskelcontraktion eine gewisse Verschiebung der Platte zu gestatten.

Voltolini[1]) betont, dass diese Stränge und Falten des Schleimhautüberzuges der Rosenmüller'schen Grube keine pathologischen Produkte sind, sondern als durchaus physiologische Eigenthümlichkeiten zu betrachten sind; derselben Ansicht schliesst sich auch Löwenberg[2]) an und Langer[3]) erwähnt (ohne Angabe der Quelle), dass Professor Schröter diese Faltenbildungen in jedem Alter als pyhsiologisch bestehend gefunden hat, im Gegensatz zu vielen anderen Autoren, die darin Narbenstränge sahen. In der That, die Häufigkeit dieser Gebilde selbst zwingt uns schon, sie als normalen Befund zu betrachten, da in ihrem ganzen Verlaufe ununterbrochene Gruben gar selten zu finden sind. Freilich lässt es sich nicht leugnen, dass pathologische Processe an dem tonsillären Gewebe der Rosenmüller'schen Grube deren Zerklüftung und Verwachsung fördern können, da dasselbe leicht an den Wucherungen der Rachentonsille (adenoide Vegetation von W. Meyer[4]) Theil nimmt[5]). Ganz vereinzelt steht dagegen der von Langer[3]) beschriebene Fall, wo über die ganze Breite des fornix pharyngis zwei Falten von 2 mm Dicke und 4 mm Höhe von einem Tubenwulst zum anderen zogen, die hintere mit einer Convexität nach hinten, die vordere nach vorn. Langer meint,

---

1) Rhinoskopie und Pharyngoskopie 1879.

2) Rhinoskopie und Nasenschlunddouche (Arch. f. Ohr. Bd. II, 1865/67).

3) Monatsschr. f. Ohrenh. XI, Nr. 1.

4) Archiv f. Ohrenh. VII, p. 241.

5) Trautmann (Hyperplasie der Rachentonsille) leugnet das Vorkommen von adenoiden Vegetationen in den Rosenmüller'schen Gruben, W. Mayer und Schäffer (Monatsschr. f. Ohr. 1886) führen dieser Behauptung gegenüber klinische Fälle an, in denen durch operative Eingriffe Massen aus der Grube entfernt wurden, die entschieden adenoider Natur waren.

dass diese Falten nur höhere Grade der Faltenbildungen sind, welche so häufig die Rosenmüller'schen Gruben durchsetzen, und er fasst sie, was gewiss zugestanden werden muss, da sie so symmetrisch entwickelt sind, als angeborene Gebilde auf.

Schliesslich mag noch erwähnt werden, dass zwischen den beiderseitigen Rosenmüller'schen Gruben, speciell den beiderseitigen sinus faucium laterales, der Nasenrachenraum seine grösste Breite erreicht. Während die Entfernung zwischen den Tubenwülsten nur 2,2 mm[1]) durchschnittlich beträgt, wird sie durch die sinus faucium laterales bedeutend vergrössert. Luschka gibt für die grösste Breite des Nasenrachenraumes die Zahl 3,5 cm an; dieses ist in der That die durchschnittliche oder vielmehr die häufigste Zahl; bei den von mir untersuchten Individuen schwankt sie jedoch zwischen 2,5 bis 5,5 cm.

Die Rosenmüller'sche Grube beim Kinde bietet einige Abweichungen von der Erwachsener dar. Zwei ihrer Theile kommen zunächst fast gar nicht in Betracht. Der sin. fauc. sup. zeigt wegen des meist wenig ausgebildeten Tubenwulstes keine Ausbildung, bei besonders starkem Wulste dagegen (wie in Fig. 13) entsteht zwischen ihm und dem oberen Pharynxdach eine kleine Vertiefung. Die unterste Furche, in welche die Grube auszulaufen pflegt, fehlt bei kleinen Kindern wegen des nach vorn gerichteten Verlaufs der kleinen plica salp.-phar. gänzlich. Ein besonderes Interesse beansprucht dagegen der sin. fauc. lateralis. Ich habe denselben niemals vermisst. Hinter dem gewöhnlich wenig vorspringenden Tubenwulste und der plica salp.-phar. fast in ihrem ganzen Verlaufe bemerkt man eine breite, desshalb an Tiefe wenig auffallende Grube, die oben ohne eine besonders markirte Grenze beginnt, nach unten dagegen durch einen starken Wulst, der durch den concaven oberen Rand des constrictor pharyngis supremus gebildet wird. scharf abgegrenzt ist (vergl. Fig. 11, 12). Die unverhältnissmässig breite Grube beim Kinde wird zuerst dadurch hervorgerufen, dass der mediale Tubenknorpel, also auch der Tubenwulst schmal und wenig ausgebildet ist, noch viel mehr aber dadurch, dass die Tiefe des Nasenrachenraumes beim Kinde verhältnissmässig viel bedeutender ist, als beim Erwachsenen[2]).

---

1) Luschka l. c.

2) Der Grund dieses Verhältnisses liegt, glaube ich, in den Verände-

	Tiefe[1])	Höhe des Nasenrachenraumes
Neugeborener	14—15 mm	10 mm
Erwachsener	20—22 mm	20 mm.

Dem entsprechend muss, wenn bei normaler Tonsilla pharyngea (2 mm Dicke) die hintere Pharynxwand nicht abnorm gegen das Lumen vorspringt, auch innerlich hinter der kleinen Tubenmündung ein bedeutender Raum für die Grube bleiben, während beim Erwachsenen ihre Breite durch den starken Tubenwulst bedeutend reducirt wird. Bei abnorm grosser Rachentonsille, was stets auch eine Vergrösserung des folliculären Gewebes auf dem Tubenwulst zur Folge hat, kann auch beim Kinde die Grube auf einen engen Spalt reducirt werden (Fig. 13). Mit dem Alter nehmen die recessus an Tiefe zu, wobei sie in den stärker gegen die Medianlinie vorspringenden Tubenwülsten zwar nicht eine conditio sine qua non, aber doch ein förderndes accessorisches Moment erhalten.

Als eine besondere Form der Rosenmüller'schen Grube, speciell des sin. faucium lateralis möchte ich die in der Litteratur unter dem Namen „Pertik'sches Divertikel" bekannte Ausbuchtung bezeichnen. Ich weiss wohl, dass die Einreihung dieses Divertikels in diese Rubrik gegen die in der Arbeit ausgesprochene Ansicht des Verfassers geschieht, ich will jedoch die Gründe, die mich zu einer solchen Auffassung veranlassen, auseinandersetzen.

Pertik[2]) hat nämlich an der Leiche eines 55jährigen Mannes beiderseits einen mässig fluctuirenden Sack gefunden, der sich über den oberen concaven Rand des constrictor pharyngis supremus hernienartig hervorstülpte, vorne von dem Levator veli begrenzt. Am Medianschnitt erschien die Oeffnung in Form eines fast perpendiculär stehenden 16—18 mm langen, 12—14 mm breiten Ovals, dessen oberer Contour am Dach des cavum pharyngo-nasale durch

---

rungen, welche die knöchernen Ansatzpunkte dieser Region erfahren und die oben ausführlich genug erörtert wurden, um ein Verständniss dieser Thatsache zu ermöglichen.

1) Wir messen die Tiefe als horizontale Entfernung zwischen dem unteren Rande der Choane und der äusseren Seite der hinteren Pharynxwand, um die beim Kinde so verschiedene Dicke der Tonsilla pharyngea nicht mitzurechnen, dementsprechend die Höhe von der oberen Seite des weichen Gaumens bis zum unteren Rande der fibro-cartilago basilaris.

2) Neues Divertikel des Nasenrachenraums. Archiv für pathol. Anatomie Bd. 94.

einen schwachen Schleimhautwulst ergänzt wird. Sie werden von den hinteren, d. h. hinter der Tuba und Levator veli liegenden Abschnitten des Nasenrachenraums gebildet. Die grösste Breite des Nasenrachenraums = 6,5 cm. Wenn ich diese Beschreibung des Divertikels mit der oben gegebenen Beschreibung des sinus fauc. lateralis vergleiche, so finde ich kaum einen wesentlichen Unterschied, mit einziger Ausnahme der in der That sehr grossen Breite des Nasenrachenraums an dieser Stelle. Ich möchte denn auch im vorliegenden Falle nur eine Rosenmüller'sche Grube von sehr bedeutender Tiefe annehmen, und nicht, wie Pertik, ein Pulsionsdivertikel. Pertik stützt seine Auffassung auf den Umstand, dass bei der Leiche die Nase durch blutigen Schleim infolge von Nasenkatarrh gefüllt war, also vollkommen undurchgängig gewesen sein musste, weshalb die Vermuthung nahe lag, dass durch Druck heftiger nasaler Exspiration und der Luftcompression bei Schluckbewegungen gerade diese weniger resistente [1]) Stelle der Rachenwand (punctum minoris resistentiae) ausgestülpt wurde. Diese Erklärung scheint mir etwas gezwungen zu sein; ich glaube nämlich kaum, dass die Impermeabilität der Nase eine derartige Ausweitung der Wand zur Folge haben könnte, zumal da ich ebenfalls einmal Gelegenheit hatte, die Nasengänge durch blutige Massen vollkommen verstopft zu sehen bei ganz mässig entwickeltem Recessus. Desto weniger kann ich die Auffassung Pertik's theilen, als seine Gründe gegen die Annahme einer ungewöhnlich weiten Rosenmüller'schen Grube mir nicht stichhaltig zu sein scheinen. Er meint nämlich 1) dass er bei der Untersuchung von etwa 20 Rachen nichts auch nur annähernd Identisches mit seinen Säcken constatirt hat, 2) dass die Tiefe und Geräumigkeit der Rosenmüller'schen Grube dem Vorspringen des hinteren Knorpelrandes entspricht, in dem vorliegenden Falle jedoch der Tubenknorpel eher abnorm klein, als gross war. Ich muss nach meinen an einer grossen Anzahl von Schädeln erhobenen Befunden zu einer anderen Ansicht kommen. Dem ersten seiner beiden Gründe gegenüber kann ich nur auf die Tourtual'schen Flügel des Nasenrachenraums hinweisen, welche jedenfalls als ein sehr häufiger Befund zu bezeichnen sind. In Luschka's „Schlundkopf des Menschen" zeigt die Abbildung des von hinten blosgelegten Pharynx seitliche Ausbreitungen, in denen man eine gewisse Aehnlichkeit mit den Säcken

1) Vergl. oben die Beschreibung der Flügel des Nasenrachenraums.

Pertik's nicht verkennen kann, und in einigen mir vorliegenden Fällen finde ich seitliche Ausbuchtungen, resp. Flügel des Nasenrachenraums, die dem von Pertik abgebildeten Falle sehr nahe kommen, ebenso wie an dem Medianschnitte (Fig. 3 und 14) eine ovale Grube mit scharfen Rändern zu sehen ist, deren Tiefe 16—17 mm beträgt. Der zweite Grund Pertik's setzt eine Thatsache voraus, die ich schon oben als irrthümlich bezeichnet habe.

Als ein wahres, ganz abnormes Divertikel des Nasenrachenraums möchte ich einen von Broesike[1]) in neuester Zeit veröffentlichten Fall bezeichnen. Hinter dem hinteren Theile der Tubenmündung in einer tiefen Rosenmüller'schen Grube bemerkte man einen schmalen schlitzförmigen, 7 mm langen Spalt, in den man 2 cm tief eine Sonde bequem einführen konnte; wenn man die Sonde von der Tubenmündung aus einführte, so wurde ihr Kopf in dem Spalt der Rosenmüller'schen Grube sichtbar. Von vorne und aussen blosgelegt erschien das Divertikel als ein von dünner Wand umgebener Hohlraum, der lateralwärts zwischen dem processus coronoideus des Unterkiefers und den vom proc. styloid. ausgehenden Muskeln bis an die Carotis, nach vorne bis an die mm. pteryg. int. und ext., hinten an den proc. styl. und seine Muskeln, sowie an die Carotis int., nach oben bis an die spina angul., nach unten bis etwa zur Mitte des Kieferastes reichte. Der Hohlraum stand mit dem Tubenlumen und durch einen etwa 5 mm hohen, 1 cm langen Vorraum mit der Rosenmüller'schen Grube in Verbindung. Dieses Divertikel, „eine interessante Theromorphie, deren Analogon wir in den Luftsäcken der Einhufer finden", hält Broesike für eine primäre Ausstülpung der membranösen Tuba, welche mit der Rosenmüller'schen Grube vielleicht dadurch in Communication getreten sein mag, dass sich ursprünglich an Stelle des Schlitzes ein tiefer folliculärer Recessus befunden hat, welcher später unter beiderseitiger Verdünnung der Wände mit dem Tubendivertikel verschmolzen ist, wodurch der 1 cm lange Vorraum entstanden ist.

Vordere Tubenlippe.

Die vordere Tubenlippe theilt im wesentlichen die Eigenschaften der vorderen (lateralen) Wand der knorpeligen Tuba, sie

---

1) Ueber einen Fall von Divertikel der Seitenwand des Pharynx in Communication mit der Tuba Eustachii. Archiv für pathol. Anatomie. Bd. 98.

ist demnach etwas kürzer, als die hintere (mediale), und wird in ihrem oberen Theile von dem lateralen Knorpelhaken, in ihrem weitaus grösseren unteren Theile von der membranösen Tuba gebildet. Der Knorpelhaken, resp. das vordere Ende des Tubenwulstes steht zwar bedeutend hinter der Mächtigkeit des medialen Theils des Tubenwulstes zurück, indem dieser nach vorn und seitwärts an Breite, medialer Prominenz und Mächtigkeit des Drüsenlagers des Schleimhautüberzuges abnimmt, da aber der Knorpel selbst schon die mediale Platte des proc. pteryg. um etwa 2—3 mm medianwärts überragt, so sieht man auch an der von Weichtheilen bedeckten Choane an dieser Stelle eine Prominenz, welche bald mehr bald weniger hervortritt, was aber wiederum namentlich von der Beschaffenheit des unteren von der membranösen Tuba gebildeten Theils der vorderen Tubenlippe abhängt. Die membranöse Tuba verläuft nämlich in schräger Richtung, bis sie an den hinteren Rand der inneren Lamelle des processus pterygoideus anlangt, und greift dann auf die seitliche Nasenwand und den unteren Rand der Choane über, während der zum Tubenboden gehörige Theil der membranösen Tuba auf dem Gaumensegel sich ausbreitet. Doch diese Aenderung des Verlaufs aus einer zwischen horizontal-sagittalen in eine rein sagittale Richtung ist nicht so schroff, wie die knöchernen Ansatzpunkte angeben, die sogar zu einer Kantenbildung Veranlassung geben könnten. Da nämlich der laterale Knorpelhaken die innere Lamelle um einige mm. medianwärts überragt, so erhält auch die an ihn sich ansetzende membranöse Tuba einen bedeutenden Zug medianwärts, zudem ist aber die innere Lamelle meist lateralwärts etwas umgebogen, wodurch ein scharfer hinterer Rand desto leichter vermieden wird. Dann ist auch die Schleimhaut der vorderen Tubenlippe reichlich, wenn auch nach dem Knorpelhaken zu immer spärlicher, mit Drüsen versehen und ruht auf einem Fettpolster, welches namentlich hinter dem hinteren Rande (in der fossa pterygoidea) eine bedeutende Dicke hat. Doch die wichtigste Grundlage, welche auch zugleich die grosse Verschiedenheit der vorderen Tubenlippe verursacht, erhält dieselbe dadurch, dass die sich auf den Gaumen fortsetzende häutige Tuba gegen den lateralen Knorpel als stark entwickeltes Ligament erscheint, welches oben als lig. salpingo-palatinum ant. beschrieben wurde. Dieses Ligament bietet an verschiedenen Präparaten ein verschiedenes Aussehen dar; bald entspringt es mit schön entwickelten,

deutlichen Sehnenstreifen, bald als ganz feine fibröse Verdickung der membranösen Tuba von dem lateralen Knorpelhaken und zieht bald direkt nach unten zur Mittellinie des verlängerten harten Gaumens, sich allmählich verflachend und ausbreitend, bald wendet es sich mehr nach hinten und verliert sich dann im weichen Gaumen, wo es mit der sehnigen Ausbreitung des m. tensor veli[1]) in Verbindung tritt, ferner mit dem lig. salp.-pal. post. und sogar mit dem lig. salp.-phar. sich verwebt, wodurch es kommt, dass es die Tubenmündung in einem verschieden weiten Bogen umkreist. Die beschriebenen Verhältnisse[2]) können nicht ohne Einfluss sein auf die Gestalt der vorderen Tubenlippe. Ihre Schleimhaut ist nämlich straff mit dieser fibrösen Unterlage verbunden, sie gibt demnach in den meisten Fällen ein genaues Relief der Gebilde, welche sie birgt, und bietet demnach ein ziemlich verschiedenes Aussehen dar, wesshalb sie auch von den verschiedenen Autoren in verschiedener Weise dargestellt wird. So giebt z. B. u. a. Henle[3]) an, dass die laterale Tubenwand ohne deutliche Grenze in die seitliche Nasenwand übergeht, während wiederum Tourtual[4]), Zaufal[5]) als constante vordere Begrenzung des Tubenostiums eine scharfe Schleimhautfalte nennen, die plica salpingo-palatina[6]) (Tourtual). Beide,

---

1) Durch diesen von Urbantschitsch nachgewiesenen Zusammenhang zwischen dem lig. salp.-pal. und der Sehne des tensor veli erhielt die Hypothese Zaufal's, dass die Bewegungen der plica salpingo-palatina von der Contraction des in der Nähe liegenden tensor veli beeinflusst werden eine vollkommene Bestätigung.

2) An Stelle des lig. salp. pal. ant. sah ich bisweilen einige Fasern des m. palato-pharyngeus bis zum lateralen Knorpelhaken hinaufreichen, was mit gleichzeitiger deutlicher Entwicklung des m. salpingo-pharyngeus einherzugehen scheint, wobei gewöhnlich auch einige Fasern des m. pal.-phar. zum Tubenboden gingen. Ebenso also, wie das lig. salp.-phar. ein häufig, sogar meist vorkommender Stellvertreter des m. salp.-phar. ist, scheint das lig. salp.-pal. ant. sich als regelmässiges Substitut für die zum Knorpelhaken gehenden Bündel des m. palato-phar. ausgebildet zu haben. Da für die Gestaltung der vorderen Tubenlippe das Auftreten von Muskeln oder Ligamenten gleichbedeutend ist, so gehe ich auf diese Frage an dieser Stelle nicht weiter ein.

3) l. c.

4) l. c.

5) Plica salpingo-pharyngea. Archiv f. Ohrenh. XV.

6) Hakenfalte (Zaufal).

Ansichten vereint entsprechen dem wirklichen Sachverhalte. Fälle nämlich, wo die laterale Tubenlippe nur als einfache Verlängerung der lateralen Tubenwand erscheint, sind sehr häufig (vergl. Fig. 1, 2, 8), in der weitaus grösseren Zahl der Fälle ist jedoch eine wirkliche plica salpingo-palatina vorhanden, die freilich einen sehr verschiedenen Grad ihrer Ausbildung zeigt, entsprechend der Entwicklung des lig. salp.-pal. und der Mächtigkeit des Schleimhautüberzuges; sie ist demnach bald mehr erhaben, bald flacher, bald dünner, spitzer, bald breiter, wulstiger (vergl. Fig. 3, 4, 5, 6, 7, 14, 15, 16, 17). In den Figg. 14, 16 u. 17 liegt die breite, an die vordere Tubenwand (v. Tb. L.) anschliessende Form vor. Wegen des schwächeren Drüsenlagers der plica salpingo-palatina lässt sie die gleichnamigen Ligamente etwas hindurchschimmern, weshalb sie durch eine etwas hellere Farbe von der Umgebung absticht, immer dann wenigstens, wenn sie nicht pathologisch afficirt ist. Sie steigt senkrecht dem hinteren Rande der pars perpendicularis des Gaumenbeins entlang, jedoch nicht immer, denn nicht immer ist die pars perpend. ossis palatini gleich breit, schliesst sich demnach nicht immer gleich weit nach hinten der lamina interna proc. pteryg. an; jedenfalls liegt aber der hintere, zumeist etwas lateralwärts umgebogene Theil der inneren Platte des Flügelfortsatzes bereits hinter der plica salpingo-palatina, gehört demnach schon zur Seitenwand des Cavum pharyngo-nasale. Nach unten biegt sie sich im Bogen medianwärts herum und verbreitet sich allmählich auf der oberen Fläche des Gaumensegels, wobei sie entweder direct zur Mittellinie des Gaumens zieht oder auch einen gegen das Tubenostium mehr oder minder concaven Bogen beschreibt und dadurch die Form des sulc. salp.-pal. ant. bedeutend beeinflusst. An ihrer Ursprungsstelle vom Knorpel greift die plica oft etwas bogenförmig auf den hinteren Theil des Tubenwulstes über, so dass sie den lateralen Knorpelhaken gewissermassen überspringt, was wohl Zaufal zu der Bemerkung Veranlassung gegeben hat, dass die plica salpingo-palatina mit dem lateralen Ende des Hakens eine recessusartige Vertiefung bildet. Ausser diesem ziemlich oft vorkommenden Verlauf der plica habe ich einen Fall beobachtet (Fig. 18), wo die zwar dünne, aber scharfe Falte auf den oberen Rand des Daches des Tubenwulstes in der Weise übergriff, dass sie auf dem Tubenwulste eine Tasche von etwa 2—3 mm Tiefe bildete.

Ebenso wie nach unten, so geht auch nach oben von dem

oberen Ende des Tubenwulstes eine halbmondförmige Schleimhautfalte ab, welche den oberen Theil der seitlichen sowie die obere Choanenwand begrenzt, bis sie dann abermals sich im Bogen wendend zur Nasenscheidewand, und zwar gegen deren hinteren Rand, sich begibt. Diese Falte, auf welche Tourtual[1]) zuerst aufmerksam gemacht hat, und die Hofmann mit dem Namen plica salpingonasalis[2]) belegt hat, bietet dieselben Schwankungen, wie die plica salpingo-palatina dar, indem sie meist deutlich scharf als eine mehrere mm. breite Falte stark hervorragt und dadurch das Lumen der Choane wesentlich vermindert, während sie ein andermal nur flach sich erhebt, bisweilen sogar gänzlich fehlt (vergl. dieselben Figuren, wie bei der plica salp.-palatina). Die plica, so oft sie vorhanden ist, tritt desto mehr hervor, als hinter ihr sogleich der sin. faucium superior sich einstülpt, vor ihr dagegen der obere Theil des sulcus nasalis posterior zu liegen kommt, während in anderen Fällen diese Theile in einander ohne scharfe Grenze übergehen. Die plica salpingo-nasalis birgt unter der Schleimhaut einen Fortsatz der fibrocartilago basilaris, der zur Fixation des vorderen Endes des lateralen Knorpelhakens bestimmt ist, und den man nach Abhebung der Schleimhaut als einen schmalen aber festen Faserstreifen wahrnimmt, der sich mit dem Perichondrium fest verwebt; oft sieht man auch Züge des Ligamentum salpingo-palatinum ant. sich mit diesem Faserstreifen verbinden, was sich äusserlich bisweilen dadurch kennzeichnet, dass die plica salpingo-palatina und die plica salpingo-nasalis ununterbrochen als einheitliches Ganze erscheinen.

Vor der plica salpingo-nasalis verläuft noch eine zweite Falte, welche ebenfalls von Tourtual erwähnt wurde, die aber später keine Berücksichtigung gefunden hat. Und doch ist diese zweite Falte (s. Figg. 8 u. 22), die wir plica nasalis lateralis der leichteren Unterscheidung wegen nennen wollen, ein nicht nur häufiger, sondern sogar constanter Befund[3]), und zwar kann man

1) l. c.

2) Luschka bezeichnet in seiner Anatomie des Halses mit diesem Namen die plica salpingo-palatina, während er als plica salp.-pal. den Levatorwulst bezeichnet. Diese Nomenclatur, welche übrigens Luschka in seinem „Schlundkopf" in der allgemein üblichen Weise umgeändert hat, hat mit Recht in der Litteratur keine Verbreitung gefunden.

3) Tourtual beschreibt sogar „dieser vorderen Falte entsprechend an manchen Schädeln eine ausgeschweifte Leiste an dem Keilbeinfortsatze

sie nicht nur oben vor der plica salp.-nasalis bemerken, sondern ich konnte sie auch im unteren Theil der lateralen Nasenwand, vor der plica salpingo-palatina verfolgen. Sie wiederholt in ihrem Verlauf, wenn auch weniger ausgeprägt, das Bild, welches die plica salpingo-nasalis und salpingo-palatina darbieten, so dass man bisweilen den Eindruck hat, eine Verdoppelung dieser beiden Falten zusammen genommen vor Augen zu haben. Zwischen der plica nasalis lateralis einerseits und der plica salpingo-nasalis sowie salpingo-palatina andererseits befindet sich eine ebenfalls meist deutlich wahrnehmbare, oft sogar ziemlich tiefe Furche von etwa 3 mm Breite, sulcus nasalis posterior (Zuckerkandl)[1]), sulcus salpingo-nasalis oder naso-pharyngeus anderer Autoren. — Eine selbständige Bedeutung möchte ich für diesen sulcus weniger beanspruchen, ihn dagegen mehr in Abhängigkeit von den ihn begrenzenden plicae hinstellen. S. die Figg. 8 und 22. In 22 fehlt die Bezeichnung; man sieht indessen deutlich die pl. nasal-lateralis unmittelbar hinter der Nasenscheidewand und den Sulcus nasopharyngeus zwischen der genannten Plica und den mit p. s. n. und p. s. p. bezeichneten Falten.

Die vordere Tubenlippe und die sich an sie ansetzenden Falten haben, wie aus den beschriebenen Verhältnissen leicht erklärlich ist, einen grossen Einfluss auf die Grösse und die Gestalt der Choanen. Die am macerirten Schädel meist quadrangulär erscheinende Choane wird nämlich in ihrem Umfange oben durch die ziemlich mächtige fibrocartilago basilaris, speciell die plica salp.-nas., lateral durch die plica salpingo-nasalis und plica salpingo-palatina mit dem meist etwas vorspringenden vorderen Ende des Tubenwulstes, unten durch die von dicker Schleimhaut bedeckten sehnigen Ansätze der Gaumenmuskulatur bedeutend beeinträchtigt. Die mediale Begrenzung beider Choanen übernimmt die Nasenscheidewand, welche, so verschiedene Biegungen und Krümmungen sie auch in ihrem Verlaufe zeigen mag, in ihrem hintersten Theile gerade in der Mittellinie liegt, und, während am Schädel der hin-

---

des Gaumenbeins da, wo derselbe vorn an den Scheidenfortsatz des Keilbeins sich anlegt.“ Ich kann diesen Befund nur bestätigen und glaube, dass auch die Leiste, welche man ausnahmslos an den alae vomeris findet, dem oberen, auf die Nasenscheidewand übergreifenden Theile dieser Falte entspricht.

1) Norm. u. pathol. Anat. der Nasenhöhle und ihrer pneumatischen Anhänge. 1882.

tere Rand des Vomer schief nach vorn herabsteigt, und die spina nasalis posterior mehrere mm. frei hinter ihm hervorragt, wird das Septum narium durch die Schleimhautduplicatur, welche durch Verwachsung der verlängerten Schleimhautblätter beider Seiten entsteht, in der Weise nach hinten ergänzt, dass es beinahe in eine Frontalebene mit dem äusseren Choanenrande zu liegen kommt. Da ausserdem im oberen Theile der Choane der Tubenwulst etwas hervorragt und auch der proc. vaginalis des Keilbeins und die alae vomeris den oberen Abschnitt etwas mehr verengeren, so erhält die Choane meist die Form eines nach oben spitzen Ovals.

Boden der Tubenmündung.

(Levatorwulst, sulcus salpingo-palatinus ant. et post.)

Der infolge des Längenunterschiedes der vorderen und hinteren Tubenlippe etwas schräg von vorn oben nach hinten unten gestellte Boden der pharyngealen Tubenmündung, auf welchem die beiden winklig zusammenstossenden Tubenlippen gewissermaassen zu ruhen scheinen, wird ausschliesslich durch die membranöse Tuba gebildet. Dieselbe wird durch den levator veli palatini, der in seiner schrägen Richtung nach der Mitte des weichen Gaumens zu verläuft, in Form eines Wulstes emporgewölbt, der in der Litteratur unter dem Namen „Levatorwulst"[1]) bekannt ist. Dieser Wulst wurde von einigen Autoren[2]) als eine Art von Schleimhautklappe an der Schlundöffnung beschrieben; bei Semeleder[3]) finden wir ihn als „Vorhof der Tuba" bezeichnet, erst Tourtual, dann namentlich Rüdinger machten darauf aufmerksam, dass er das Relief des levator veli palatini ist, der am unteren Ende des Knorpelwulstes mit dem m. salpingo-pharyngeus (also der plica salp.-phar. an ihrem Ursprunge vom Tubenwulste) sich kreuzt und, ganz oberflächlich unter der Schleimhaut verlaufend, dieselbe durch seinen dicken ovalen Muskelbauch emporwölbt. Dieser unmittelbar an der Tubenmündung gewöhnlich stark hervorragende Levatorwulst setzt sich auf die obere Platte des Gaumensegels gemäss den Insertionsfasern des Levator veli als eine schräg medianwärts absteigende sich verflachende und ausbreitende Wölbung fort.

An der Configuration des Levatorwulstes kommt auch der Schleimhaut, resp. der membranösen Tuba eine gewisse Bedeutung

1) Bodenwulst (Zaufal).

2) Coster, Bauhin, Laurentius.

3) Rhinoskopie. Leipzig 1862.

zu. Die äusserst drüsenreiche Schleimhaut des Tubenbodens erscheint nämlich in der Nähe des Ostium pharyngeum in Längsfalten gelegt, die an Querschnitten als zahlreiche, verschieden geformte Zotten erscheinen[1]). Diese haben den Zweck, bei der Eröffnung der Tuba, namentlich aber bei der Verschiebung der medialen Knorpelplatte nach hinten und oben, eine Erweiterung des Tubenbodens ohne gleichzeitige Anspannung desselben zu ermöglichen.

Moos (l. c.) sagt: „diese Zotten bilden zusammen, makroskopisch betrachtet, einen individuell verschieden grossen, aber im normalen Zustande nie fehlenden Wulst, eine förmliche Klappe. Diese Klappe bildet den Verschluss der an der Rachenmündung klaffenden Tuba." Dass der Wulst einen Verschluss der Rachenmündung bilde, kann ich nicht zugeben, wohl aber eine Verengerung, Beeinträchtigung des Lumens im ruhigen Zustande sowohl, als auch namentlich bei Contraction des m. levator veli, dessen wesentliche Bedeutung für den Wulst Moos ganz ausser Acht lässt.

Der Levatorwulst bildet am ostium pharyngeum mit der vorderen und hinteren Tubenlippe zwei Furchen, welche allmählich enger werdend, sich in die Tiefe des Canals fortsetzen, durch die oben erwähnten Längsfalten am Boden der Tuba, die eine Strecke weit sich verfolgen lassen, getrennt. Zaufal[2]) nennt diese Furchen sulcus salpingeus oder salpingo-palatinus anterior und posterior.

Da der m. levator veli palatini auch am ostium pharyngeum mehr der medialen Knorpelplatte genähert ist, so ist der sulc. salpingo-palatinus ant. breiter, als der sulcus post., und, da die Längsfalten und Drüsen an der membranösen Tuba nach dem lateralen Knorpelhaken zu stetig abnehmen, so erscheint er auch glatter, ebener, sogar heller. Da der sulcus lediglich durch die membranöse Tuba gebildet wird, so ist er von der verschiedenen Stärke derselben sehr abhängig. Dieselbe bildet nämlich bald eine zarte Membran, bald ein resistentes, derbes, dickes Gewebe, so dass, wenn wir noch dazu das sehr verschiedene Fettpolster in Betracht ziehen, welches in die Tubenmembran sowohl als auch in die von ihr entspringende fascia salp.-phar. eingelagert ist und gerade lateral vom Levator seine grösste Mächtigkeit hat, es erklärlich ist, dass die

1) Moos, Beiträge zur Anat. u. Physiol. der Eustach'schen Röhre. 1874.
2) Archiv f. Ohrenh. Bd. XV und XVI.

membranöse Wand des sulcus bald direkt auf den m. spheno-salpingo-staphylinus zu liegen kommt und dadurch einigermassen eingesunken erscheint, bald wiederum durch mehr oder minder dickes Gewebe von ihm getrennt wird und deshalb oberflächlich zu liegen kommt. Ausserdem ist die lamina interna proc. pteryg., die, wie oben erwähnt, verschieden weit nach hinten reicht, von Einfluss auf den vordersten Theil der lateralen Tubenwand und infolge dessen auch auf den sulcus ant., was namentlich bei gleichzeitiger Variabilität der membranösen Tuba zu einer bald mehr, bald weniger tiefen Lage des Sulcus Veranlassung geben kann. Die Begrenzung des sulcus salp. ant. bildet zugleich die abgerundete Kante zwischen dem Tubenboden und dem unteren häutigen Theile der vorderen Tubenwand, resp. der vorderen Tubenlippe. Dass eine Kantenbildung an dieser Stelle überhaupt möglich wird und die membranöse Tuba nicht direct vom lateralen Knorpelhaken, über den Levator, auf den unteren Rand der medialen Platte übergreift, ist ein Effect der fascia salpingo-pharyngea (Tröltsch), die an dem äusseren (lateralen) Rande des Levators von der membranösen Tuba „kammartig" entspringt und, in gerade nach unten gerichtetem Verlauf dem hamulus pterygoideus zustrebend, dieselbe nach unten fixirt. Der sulcus ant. setzt sich als flache Rinne bis zur Medianlinie des weichen Gaumens fort, ob diese mehr oder minder tief, mehr oder minder dem vorderen Rande des Gaumensegels resp. dem hinteren Rande des harten Gaumens genähert ist, hängt von der Mächtigkeit und dem Verlauf der plica salpingo-palatina ab (s. o.).

Der sulcus salpingo-palatinus post. ist zwar schmaler, als der sulcus ant., dafür aber tiefer. Seine Tiefe rührt davon her, dass er den von Muskeln am wenigsten ausgekleideten Theil des Gaumensegels einnimmt, während zu seinen beiden Seiten zwei so mächtige Vorsprünge, wie der Levatorwulst und der Tubenwulst, resp. die plica salpingo-pharyngea sich abheben. Der sulcus post. setzt sich in die Furche fort, die der plica salpingo-pharyngea entlang läuft, medianwärts anfangs vom Levatorwulst, dann von dem arcus pharyngo-palatinus begrenzt. Dieser sulcus bildet die naturgemässe Grenze zwischen dem Gaumensegel und dem Cavum pharyngis. Diese Grenze ist nicht immer deutlich ausgeprägt, da beim Mangel der plica salpingo-pharyngea der sulcus nur unmittelbar unter dem Tubenwulste angedeutet sein kann, nach unten dagegen mit der hinter der plica salpingo-pharyngea gewöhnlich in der pars oralis befindlichen Furche zusammenfliesst.

Der Levatorwulst theilt, wie Zaufal hervorhebt, die obere Fläche je einer seitlichen Hälfte des weichen Gaumens in ein vorderes und hinteres Planum ab. Das vordere wird nach vorn von der Ansatzlinie des weichen Gaumens an den hinteren Rand des harten, medial von der Raphe des palatum molle, rückwärts vom Levatorwulst begrenzt und läuft nach aussen in den sulcus salp.-pal. ant. aus; das hintere begrenzt vorn der Levatorwulst, medianwärts der Azygoswulst, hinten der arcus pharyngo-palatinus, lateralwärts der sulcus salp.-pal. post. Diese Eintheilung scheint mir insofern eine Bedeutung zu haben, als bei Eröffnung der Tuba das vordere Planum mit der Nasenhöhle, demnach mit der äusseren Luft communicirt, das hintere dagegen den verschlossenen, resp. verschliessenden Theil bildet.

Der Levatorwulst sammt den beiden sulci salpingo-palatini ist ebenso bei Kindern wie bei Erwachsenen in der Regel deutlich ausgeprägt (vergl. Fig. 6, 7, 10, 12, 13, 21, 22), nur in seltenen Fällen habe ich ihn vermisst (vergl. Fig. 2). Anomalien in der Ausbildung des m. petro-salpingo-staphylinus scheinen damit einherzugehen.

Bei der Besprechung des Levatorwulstes glaube ich auf den s. g. recessus salpingo-pharyngeus von Zuckerkandl eingehen zu müssen. Unter diesem Namen beschreibt Zuckerkandl[1]) eine divertikelartige Ausbuchtung der seitlichen Wand des cavum pharyngo-nasale, die dadurch entstand, dass die ohnehin schon bedeutend entwickelten Tubenmündungen mit zwei etwa 1,6 cm langen, 1,4 cm breiten Gruben zusammenflossen, die bis an die obere Fläche des weichen Gaumens reichten. Die Gruben waren nach vorn medianwärts ihrer ganzen Länge nach durch die scharf vortretende plica salpingo-palatina begrenzt, ihre vordere Wand ruhte auf der den tensor veli bedeckenden Fascie, während hinten ihre Grenze durch den stark emporragenden Levatorwulst gebildet wurde. Eine halbmondförmige Falte theilte den recessus in eine vordere breite, aber flache und eine hintere tiefere und schmalere Grube. Die Schleimhautfalte wurde gebildet durch ein Bündel des lig. salp.-phar., welches von der seitlichen Pharynxwand zum Tubenboden zog. Bei Abhebung der medialen Knorpelplatte steigt die Breite bis auf 1,7 cm, es tritt dabei eine Schleimhautleiste auf, die den

---

1) Monatsschrift f. Ohrenheilk. 1875, Nr. 2.

recessus vom Boden der Tuba trennt. Zuckerkandl glaubt, dass es sich hierbei lediglich um eine sehr stark vertiefte Grube handle, welche sich stets zwischen plica salpingo-palatina und dem Levator bei einer gewissen Entwicklung desselben befände (sie ist mit dem oben beschriebenen sulcus salpingo-palatinus ant. identisch). Andeutungen dieser Grube hat Zuckerkandl unter 10 Schädeln zweimal links, zweimal rechts, viermal beiderseits gefunden. — Wenn wir, was wohl das Naturgemässe ist, als Andeutung der Grube eine etwas bedeutende Ausbildung des sulcus salpingo-palatinus ant. annehmen, so ist in der That die Angabe Zuckerkandls, dass dieselbe ziemlich häufig vorkommt, durchaus begründet. Aber auch eine so bedeutende Grube, wie die von Zuckerkandl beschriebene, gehört keineswegs zu den Seltenheiten. Unter den von mir untersuchten Tubenmündungen habe ich mehrere, vor allem aber 3 Fälle (vergl. Fig. 3 s. s. p. a., 19 ohne Bezeichnung, 20 s. s. p. a.) gefunden, die mit dem von Zuckerkandl beschriebenen Falle beinahe identisch sind, jedenfalls in eine Kategorie gehören; auch die durch das Bündel des lig. salpingo-palatinum post. gebildete Schleimhautfalte, die die Grube in zwei Theile theilt, ist schön und deutlich ausgebildet.

Bezüglich der Erklärung dieser Gebilde glaube ich auch, dass diese Gruben eine starke Vertiefung und Erweiterung des sulcus salpingo-palatinus ant. sind, doch unterscheide ich hierbei nicht eine besondere Tubenmündung und ein besonderes Divertikel, recessus, sondern ich rechne die ganze Vertiefung zum Boden der pharyngealen Mündung. Zum Boden der Tubenmündung gehört nämlich gewöhnlich der Levatorwulst mit dem sulcus salpingo-palatinus ant. et post.; im vorliegenden Falle liegt, meiner Ansicht nach kein Grund vor den sulc. salp.-pal. ant. nur zur Hälfte, den Levatorwulst dagegen und den sulc. salp.-pal. post. gar nicht in den Bereich des Tubenbodens hineinzuziehen. Auffallend ist hierbei, dass die pharyngeale Mündung so ungewöhnlich tief nach unten reicht, wodurch die vordere Tubenlippe so ungewöhnlich lang und steil wird, und dass dadurch die membranöse Tuba über das normale Maass bei weitem hinausreicht, doch darf daran erinnert werden, dass auch gewöhnlich die membranöse Tuba an der Pharynxmündung sich auf dem Gaumensegel als eine dünne breite Fascie ausbreitet, und dass es zwischen ihr und dieser Fascie überhaupt keine Grenze gibt; diese beiden Theile sind eben dem Namen, nicht

aber ihrer Natur nach verschieden; in diesem Falle wird also nur ein grösserer Theil der Fascie zur Bildung der membranösen Tuba verwendet. Die Schleimhautleiste, welche Zuckerkandl bei Abhebung des medialen Knorpels zwischen dem Tubenboden und dem vermeintlichen recessus entstehen sah, spricht keineswegs gegen meine Auffassung, da beim Hinaufrücken der medialen Knorpesplatte nach oben auch die sich sehr rasch trichterförmig verengende häutige Tuba mit nach oben gezogen wird, und so das zwischen dem lateralen und medialen Knorpelende fixirte Stück dabei eine Leiste bilden muss, was man jedesmal bei frischen Präparaten in solchen Fällen erzeugen kann, obgleich in der Ruhelage nichts Aehnliches zu sehen ist. Der Grund dieser abnormen Vergrösserung des sulcus salpingo-palatinus ant. liegt, wie es mir scheint, in einem Moment, das ich in solchen Fällen stets angetroffen habe und das ich auch bei Zuckerkandl, nach der Zeichnung zu urtheilen, anzunehmen berechtigt zu sein glaube, nämlich in der über das Normale hinausgehenden Länge des weichen Gaumens. Während nämlich die normale Länge des weichen Gaumens nach Luschka 2 cm und mit der Uvula 4 cm beträgt, finde ich in solchen Fällen das Velum stets über 3 cm lang, in einem Falle sogar 3,4, mit der Uvula 5,5 cm. Diese abnorme Länge des weichen Gaumens hat einen abweichenden Verlauf des m. levator veli zur Folge. Derselbe muss nämlich, um das Velum heben zu können, bei gleich bleibendem Ursprung am Schläfenbein seinen Ansatz im verlängerten weichen Gaumen mehr nach hinten verlegen, sein ganzer Verlauf wird auch demgemäss nach hinten verschoben, anstatt also längs des an die mediale Knorpelplatte anstossenden Randes der membranösen Tuba, verläuft er am unteren Rande der medialen Platte selbst, wodurch er die ganze Knorpelplatte nach oben verschoben hält (Fig. 3), oder er liegt selbst bereits hinter ihr (Fig. 20). Bei einer solchen Lage kann er schwerlich zur Hebung des Tubenbodens, somit zur Verengerung des Tubenlumens beitragen, sondern er kann nur mehr den m. salpingo-pharyngeus als Abzieher der medialen Platte (sc. bei entsprechendem Verlauf) unterstützen oder selbst vertreten, weshalb auch bisweilen der m. salpingo-pharyngeus vollkommen fehlt; um aber seiner zweiten Bestimmung der Tuba gegenüber genügen zu können, nämlich um durch Emporheben des membranösen Bodens eine Verengerung des Ostiums herbeiführen zu können, schickt er

das oben schon erwähnte, von Urbantschitsch beschriebene Muskelbündel zum Boden der Tuba, welches jedoch meist durch ein starkes Bündel des lig. salp.-pal. post., das ihm an Wirksamkeit gleichkommt, vertreten werden kann. Daher kommt es, dass in solchen Fällen stets die Tubenmündung durch eine das Relief dieses Bündels darstellende Schleimhautfalte in zwei Theile getheilt erscheint. — Durch diese nach hinten verschobene Lage des Levators erhält also die laterale Tubenwand und der sulcus salpingo-palatinus ant. eine so ungewöhnliche Länge und Breite und kommt dadurch in der fossa pterygoidea in ihrer ganzen Länge auf den tensor veli zu liegen.

Meine Erklärung steht im Widerspruch mit der Bemerkung Zuckerkandl's, der sagt: „Die mm. tensor und levator veli sind auseinandergeschoben. . . . . Die Muskelverschiebung kann nicht als bedingende Ursache der Grubenbildung angesehen werden, indem andere Fälle keine Zeichen einer solchen darboten." Letzterer Grund widerlegt meine Ausführungen nicht. Dass eine Verschiebung der Muskeln ohne gleichzeitige abnorme Erweiterung der Tubenmündung, speciell der membranösen Tuba bestehen kann, ist mir wohl erklärlich. Für diese Fälle der Muskelverschiebung möchte ich gerade hinsichtlich der jedesmaligen Gestaltung der Tubenmündung eine wesentliche Bedeutung für die bei der Besprechung des sulcus salp.-pal. ant. näher erörterten Thatsachen beanspruchen, nämlich 1) verschiedene Stärke der häutigen Tuba, 2) verschiedene Mächtigkeit des sie umkleidenden Fettpolsters, 3) verschiedenen Bau der lamina int. proc. pterygoidei.

Lage und Gestalt der pharyngealen Tubenmündung.

Nachdem wir die einzelnen Theile des ostium pharyngeum tubae genauer kennen gelernt haben, können wir nun zu der Betrachtung seiner Lage sowie seiner Gestalt übergehen, deren grosse Verschiedenheit nach den vorangegangenen Bemerkungen leicht erklärlich sein wird.

Die Lage der pharyngealen Tubenmündung ist zunächst abhängig von dem Alter der untersuchten Individuen, unterliegt aber ausserdem sehr zahlreichen individuellen Schwankungen, und oft erscheint sogar die Mündung einer Seite anders gelegen, als die der anderen. Im Folgenden will ich die Beziehungen der

Tuba zu den angrenzenden Gebilden besprechen und auf Grund der zahlreichen Litteraturangaben, sowie der von mir vorgenommenen Messungen, deren Ergebnisse in der beigefügten Tabelle zusammengestellt sind, die Durchschnittszahlen für deren Entfernungen aufstellen. Dieselben Messungen[1]), die ich vorgenommen habe, sind bereits früher von Kunkel[2]), Mayer[3]), und in sehr ausgedehntem Maassstabe von Urbantschitsch[4]), vorgenommen worden. Meine Zahlenangaben stimmen mit diesen im allgemeinen überein. Die Unterschiede mögen auf die Schwierigkeit und die nur relative Zuverlässigkeit der Messungen der Entfernungen von Weichtheilen zu Weichtheilen zurückgeführt werden.

1. Die Entfernung der Tubenmündung von der spina nasalis anterior schwankt zwischen 5,3 und 7,5 cm. Diese Entfernung wurde schon vielfach von verschiedenen Ohrenärzten gemessen wegen der grossen Bedeutung, welche sie für das Katheterisiren der Tuba hat — sie vermag uns jedoch keine Vorstellung von der Lage der Tuba zu geben, da zu der Messung ein sehr variabler[4]) Faktor, nämlich die Länge des Nasenbodens, herangezogen wird. Ich habe deshalb auf die weitere Messung dieser Entfernung, trotz ihrer hohen praktischen Bedeutung, verzichtet.

2. Die Stellung über dem Niveau des harten Gaumens zeigt die grösste Verschiedenheit in den verschiedenen Altersstufen. Im foetalen Leben steht die Tubenmündung unterhalb des harten Gaumens, beim Neugeborenen erreicht sie das Niveau desselben ungefähr, beim 4 jährigen Kinde steht sie schon 3—4 mm über demselben, beim Erwachsenen etwa 10 mm über jener Ebene (Kunkel)[5]).

---

1) Da die Gestalt der Tubenmündung sehr variabel ist, so habe ich jedesmal bei der Messung den „vorderen obersten", „untersten hinteren" Rand (Winkel zwischen den Tubenlippen, resp. sulc. salp.-pal. post.) und den „ungefähren Mittelpunkt" der Rachenmündung in Betracht gezogen. Bei der Angabe von Durchschnittszahlen habe ich stets den ungefähren Mittelpunkt im Auge; ich glaube aus der Vergleichung der Zahlen schliessen zu dürfen, dass bei den meisten Autoren die Zahlenangaben sich auf den Mittelpunkt beziehen.

2) l. c.

3) Anat. Bem. üb. d. Gest. u. Lage des ost. phar. b. Menschen (Archiv f. Ohrenh. X).

4) Urbantschitsch l. c.

5) l. c.

Der Grund dieses scheinbaren Hinaufrückens der Tubenmündung liegt in den Lageveränderungen, die die knöchernen Ansatzpunkte der Tuba im Verhältniss zum harten Gaumen erfahren — wir haben sie oben bei der Betrachtung der Schädelbasis genauer besprochen. Innerhalb der angegebenen Durchschnittszahlen herrschen die verschiedenartigsten individuellen Schwankungen, und zwar nicht nur bei Erwachsenen, sondern auch bei Kindern und sogar, wie Urbantschitsch[1]) bemerkte, in ausgedehntem Maasse bei Embryonen; in den von mir untersuchten Fällen schwankte die Entfernung zwischen 4 und 15 mm, bei Kindern unterhalb eines Jahres zwischen 0 und 4 mm, in der Weise aber, dass z. B. bei einem halbjährigen Kinde die Mündung etwa 4 mm, bei einem einjährigen dagegen nur 0, 5 mm über dem harten Gaumen stand. Diese Angaben gelten für den Mittelpunkt des Ostium, es ist demnach von Interesse, darauf aufmerksam zu machen, dass der untere Rand der Mündung zuweilen 10, sogar mehr (12,5) mm. über, bisweilen wiederum in gleicher Linie oder sogar (wie in dem Falle eines „recessus salpingo-pharyngeus“ von Zuckerkandl u. A.) unter dem harten Gaumen zu stehen kommt. Von diesen Verhältnissen mag es wohl herrühren, dass die ungefähren Angaben verschiedener Autoren über diese Lagebeziehung nicht übereinstimmen. Während nämlich die einen das ostium pharyngeum hinter den unteren Nasengang verlegen, bestimmen es andere in gleicher Ebene mit der concha inf., andere wiederum mit dem mittleren Nasengang; alle drei Varietäten kommen vor, die bei weitem häufigste ist jedoch die Lage hinter der concha inf., was der Durchschnittszahl 10 mm über den harten Gaumen ungefähr entspricht.

3. Die Entfernung von dem Pharynxdach in senkrechter Richtung liegt zwischen 9,5 und 15 mm, durchschnittlich 11—12 mm. Von Bedeutung für dieselbe ist die Tonsilla pharyngea, die das Pharynxdach auskleidet und einen ziemlich wandelbaren Grad der Entwicklung zeigt, wodurch sie zu ziemlich erheblichen individuellen Schwankungen Veranlassung gibt. Die Zahlen, welche diese Entfernung ausdrücken, stehen in einem gewissen Verhältniss zu den Zahlen, die für die Entfernung über dem harten Gaumen angegeben worden sind. Ihre Summe ergibt nämlich die

---

1) Lehrbuch d. Ohrenheilk. 1884.

Höhe des Nasenrachenraums, die nach Trautmann[1]) nach der Geburt ungefähr 1 cm, nach 3 Jahren 1,5 cm, nach 12 Jahren 2 cm beträgt — diese Höhe behält der Nasenrachenraum mit einigen Schwankungen auch nach vollendetem Wachsthum.

4. Entfernung von der hinteren Pharynxwand: zwischen 10—19 mm, Durchschnittszahl 12 mm. Diese Entfernung ist noch mehr, wie die vorige, von der Pharynxtonsille abhängig, woher auch die grossen Schwankungen abhängen mögen; nach Trautmann ist nämlich das Gewebe der Tonsille „beim Neugeborenen 2 mm dick, die Zunahme des Gewebes ist aber so unendlich verschieden, dass sich bestimmte Dickenverhältnisse für die einzelnen Altersstufen nicht aufstellen lassen"; zudem machen sich besonders bei Kindern sehr oft pathologische Befunde, namentlich Hyperplasie der Rachentonsille, geltend. Ausserdem sind noch von grosser Bedeutung die mm. recti capitis ant. majores, die gerade hinter der Tuba an der hinteren Pharynxwand zwei leichte längliche Wülste bilden; dieses Verhältniss ist besonders bei Embryonen scharf ausgeprägt, wo die Flexorenmuskeln überhaupt, namentlich aber die mm. recti capitis ant. majores im Verhältniss zu den schmalen Wirbelkörpern sehr stark ausgebildet sind, weshalb die hintere Pharynxwand von der Wirbelsäule stark abgedrängt erscheint (Ketel)[2]).

5. Entfernung von der Concha inferior: in den von mir untersuchten Fällen zwischen 4—14,5 mm, bei Kindern unterhalb eines Jahres zwischen 7,5 und 10,5 mm. Wenn wir nach dem Grunde der sehr grossen Verschiedenheit in der Entfernung zwischen Tuba und Concha inf. suchen, so finden wir denselben nicht so sehr in den wandelbaren Verhältnissen an der Tuba selbst, als an der Concha inf., und zwar ebenso an der knöchernen Concha, wie an den sie bekleidenden Weichtheilen. Um zunächst den Umstand zu erklären, dass zwischen den Zahlen für Tuben von Kindern und Erwachsenen kein Unterschied besteht, sei darauf aufmerksam gemacht, dass die knöcherne Concha erst während des Wachsthums wegen der Rotation des Oberkiefers nach hinten und unten (deren

---

1) Anat. pathol. u. klin. Studien über Hyperplasie der Rachentonsille. 1886.

2) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Pharynx (Hasse's Anatom. Studien Bd. I).

Gründe wir oben kennen gelernt haben), sich dem hinteren Rande der lamina interna proc. pterygoid., resp. der Tubenmündung nähert. Doch auch bei Erwachsenen ist die knöcherne Concha sehr verschieden ausgebildet und mit ihrem hinteren spitzen Ende bald mehr bald weniger dem Choanenrande genähert, abgesehen von den Fällen von Atrophie der Muschel, die sogar zu einem völligen Verschwinden derselben führen kann (Zuckerkandl)[1]). Die Weichtheile der Muscheln sind in den ersten Lebensjahren fest an den Knochen angeheftet, dann aber ungefähr vom fünften Lebensjahre entwickeln sie sich, wenn auch individuell verschieden[2]), doch so bedeutend, dass sie die knöcherne Unterlage um mehrere Millimeter überragen (Trautmann l. c.), so dass die untere Nasenmuschel bisweilen in den Nasenrachenraum hineinragt und sogar an die vordere Tubenlippe reicht. Nach Tröltsch[3]) kann selbst durch Schwellung des hinteren Endes der unteren Nasenmuschel eine Verengerung, ja selbst ein vollkommener Verschluss des ostium pharyngeum Tubae herbeigeführt werden. Bedeutende Lageveränderungen zwischen der Tubenmündung und der unteren Muschel können auch durch Tumoren der seitlichen Nasenwand[4]), namentlich aber Nasenpolypen[5]) bedingt werden, und von Lusardi[6]) ist sogar ein Fall bekannt, wo eine bedeutende Exostose der Nasenscheidewand den Verschluss der Eustach'schen Röhre bewirkte.

Die Grösse der Tubenmündung zu bestimmen, ist bei den hier herrschenden Verschiedenheiten kaum möglich. Viele Autoren haben Messungen angestellt, sind aber keineswegs zu einheitlichen Resultaten gelangt; so gibt unter anderen für die Höhe der Pharyngealmündung Huschke 3—4''', Wendt 7—9 mm, Tröltsch 9 mm, Joseph Gruber 10—13 mm, für die Breite Huschke $1\frac{1}{2}$—2''', Wendt 4—6 mm, Tröltsch 5 mm, Henle, Traut-

1) Norm. u. pathol. Anat. der Nasenhöhle. Wien 1882.

2) Nach Zuckerkandl variirt die Länge der unteren Muschel in frischem Zustande, also sammt der Schleimhautbekleidung gemessen, zwischen 25 und 49 mm.

3) Archiv f. Ohrenheilk. IV, S. 139.

4) Löwenberg, Archiv f. Ohrenh. II, S. 118.

5) Valsalva (l. c.) Lincke (Handbuch d. theoret. u. praktischen Ohrenheilk.). Voltolini (Virchow's Archiv 1861. Bd. 21).

6) Nach Lincke (l. c.).

mann, Luschka und viele Andere erklären dagegen, dass die Weite der Mündung zahlreichen individuellen Schwankungen unterliegt und wegen ihrer verschiedenen Form unbestimmbar ist.

Ebenso verschieden sind auch die Angaben der Autoren über die Gestalt des ostium pharyngeum. So verschieden gestaltet das Ostium aber auch sein mag, es lässt sich doch von einer Grundform herleiten, und als diese möchte ich ein mit seiner Grundlinie von vorn nach hinten etwas schräg gestelltes Dreieck hinstellen. Die Grundlinie dieses Dreiecks (dem Boden der Tuba entsprechend) ist durch den Levatorwulst nach innen mehr oder minder stark emporgewölbt, der vordere untere Winkel (sulc. salp.-pal. ant.) bedeutend abgerundet, der hintere Winkel (sulcus salp.-pal. post.) verhältnissmässig spitzer und tiefer, die vordere Seite (vordere Tubenlippe) verläuft theils ganz gerade, theils wegen des vorderen Endes des Tubenwulstes mit einem kleinen Vorsprung nach innen versehen, die hintere mediale Seite (hintere Tubenlippe) nach unten hin namentlich etwas gewölbt, und beide schliessen oben den abgerundeten Winkel an der Spitze zwischen sich ein. Solche typisch ausgebildete dreieckige Tubenmündungen finden wir sehr häufig (vergl. Fig. 7), natürlich kann das Dreieck entsprechend der Stellung der einzelnen Theile zu einander länger oder breiter, gleichseitig, gleichschenklig, ungleichseitig, spitzwinklig oder rechtwinklig sein.

Je nachdem nun einer der Theile dieses Dreiecks mehr, der andere weniger ausgebildet ist, resultiren die mannigfaltigsten Gestalten der Tubenmündung. Bei deutlich ausgebildetem sulcus salpingo-palatinus ant., namentlich wenn er nach vorn von einer bogenförmig verlaufenden, zumal kurzen plica salpingo-palatina begrenzt wird, und bei stark vorspringendem Levatorwulst stellt das Ostium eine beinahe kreisrunde Oeffnung dar (vergl. Fig. 1, 4, 14). die sich nach hinten unten in den sulc. salp.-pal. post. fortzusetzen scheint. So gestaltete Tubenmündungen erinnern sehr an das Aussehen, welches die Mündung während der Eröffnung der Tuba gewöhnlich annimmt, und sie pflegen, wenn auch keineswegs ausschliesslich, so doch vorzugsweise bei älteren Individuen vorzukommen; es dürfte dies wohl im Zusammenhange mit der von Rüdinger[1]) beobachteten Thatsache stehen, dass die Tuba von

1) Ueb. anom. Offensein der Tuba bei alten Leuten (Mon. f. Ohrenh. 1868, Nr. 9).

Greisen in ihrem ganzen Verlauf ein solches Lumen aufzuweisen pflegt, wie es sonst nur bei Eröffnung der Tuba zu Stande kommt. — Bei grossem sulc. salp.-pal. ant. und unbedeutendem Levatorwulst, sowie bei Mangel eines deutlichen sulc. salp.-pal. post. wird das Ostiumlumen grösser, und es resultirt die Form einer beinahe senkrecht stehenden Ellipse (Fig. 2, 19) oder eines mit dem breiteren Theile bald nach oben, bald nach unten gekehrten Ovals (Fig. 3, 20), eine Form, die ziemlich häufig zu finden ist, weshalb sie bei einigen Autoren als der Grundtypus der Mündung hingestellt wird. Diese Form kann auch zuweilen, wenn das untere Ende der medialen Knorpelplatte kolbenförmig verdickt ist, zu einer nierenförmigen werden (Fig. 2). — Wenn die plica salpingo-palatina senkrecht zum harten Gaumen hinunterzieht, wodurch sie etwas länger erscheint, so erhält der sulcus salpingo-palatinus ant. ein weniger abgerundetes, mehr eckiges Aussehen, und es kann dadurch trotz starken Levatorwulstes und trotz eines wohl abgerundeten Winkels an der Spitze zwischen den Tubenlippen keine kreisförmige Gestalt der Tubenmündung zu Stande kommen, es pflegen dann die beiden gerade verlaufenden, oben im Bogen in einander übergehenden Tubenlippen das Aussehen eines Halbkreises oder einer Parabel darzubieten, die auf einem gewölbten Boden zu ruhen scheinen (vergl. Fig. 6, 17, 21).

Wenn die mediale Knorpelplatte stark nach vorn gekehrt ist, der Winkel zwischen den beiden Tubenlippen also sehr spitz ist, so kann, wenn ein breiter Levatorwulst die Tubenlippen nicht auseinanderdrängt, die Pharyngealmündung zu einem mehr oder weniger vertikalen Spalt werden (Fig. 10), umgekehrt bei horizontaler und mehr dem Tubenboden genäherter Lage des Tubenwulstes erhalten wir einen ungefähr horizontalen Spalt (Fig. 5). Die letzte Form ist die gewöhnliche bei kindlichen Tuben. Der dünne, verhältnissmässig kleine, in den Nasenrachenraum wenig vorspringende Knorpel ist noch nicht im Stande, die Tubenmündung klaffend zu erhalten, sondern der Tubenwulst ruht auf dem Boden, so dass die Tubenmündung durch eine von vorn oben nach hinten unten leichtgeschwungene Spalte angedeutet erscheint. Da aber der Boden durch den oft ziemlich gut ausgebildeten Levatorwulst in der Mitte etwas gewölbt ist, so setzt sich diese Spalte nach hinten in den engen sulcus salp.-pal. post. fort, vorn erhält sie dagegen durch den breiteren sulcus salpingo-palatinus ant. eine kleine rund-

liche, oft sogar kreisrunde Erweiterung (vergl. Fig. 13, 23), welche wohl Urbantschitsch zu der Bemerkung Veranlassung gab: „auch bei Neugeborenen bemerkte ich nicht selten ein kreisrundes Ostium." Seltener bemerkt man bei Kindern eine Gestalt der Tubenmündung, die bereits die spätere dreieckähnliche Form der Mündung andeutet (Fig. 11, 12). Ganz besondere Verhältnisse bieten dar die Tubenmündungen von Kindern mit angeborener Spaltung des Gaumens, von denen ich einige Fälle zu beobachten Gelegenheit hatte (Fig. 24). Indem dabei nämlich die mm. spheno-salpingo-staphylinus, petro-salpingo-staphylinus und m. salpingo-pharyngeus im Verein mit dem m. palato-pharyngeus aus ihrer Lage gebracht sind und ihre Spannkraft auf die Tuba verloren haben, wird der mediale (frei bewegliche) Knorpel lateralwärts verschoben und an die vordere Wand der Tuba angelegt, von der in Folge dessen ein grosser Theil sichtbar wird (v. l. Tb.-Wd. in Fig. 24). Die Möglichkeit der Eröffnung resp. des Verschlusses der Tuba scheint jedoch absolut nicht aufgehoben zu sein, indem die beiden hauptsächlichsten Tubenmuskeln anstatt an der Raphe des weichen Gaumens, ihren einzigen Ansatzpunkt an dem hinteren Rande des harten Gaumens finden. Aehnliche Verhältnisse, jedoch ohne compensatorische Verlegung der Ansatzpunkte der Muskeln, können sich auch bei Erwachsenen ausbilden, wenn der weiche Gaumen durch Geschwülste (namentlich oft syphilistischer Natur) zerstört wird. Auf diese abnormen pathologischen Verhältnisse hat zunächst Dieffenbach[1]) aufmerksam gemacht, und es liegen seitdem zahlreiche Beobachtungen über diese Befunde vor.

Andere abnorme Verhältnisse an der pharyngealen Tubenmündung finden wir noch in der Litteratur verzeichnet, welche, um ein abgeschlossenes Bild dieser Region zu bekommen, in diese Beschreibung aufgenommen werden sollen.

Abgesehen von der von zahlreichen Autoren beschriebenen (u. a. Toynbee[2]), Löwenberg[3])), mehr vorübergehend pathologischen Verstopfung der Rachenmündung durch Schwellung der Pharynxschleimhaut, Borkenbildung und ähnliches beschreibt Gru-

1) Chirurgische Erfahrungen besonders über die Wiederherstellung zerstörter Theile des menschl. Körpers nach neuen Methoden. Berlin 1834.

2) Ohrenheilkunde.

3) Archiv f. Ohrenh. XIII, p. 72.

ber[1]) eine „angeborene hochgradige Stenose“ des Ostiums, Urbantschitsch[2]) „ein Verharren des ostium pharyngeum auf einem kindlichen Entwickelungszustande“, nämlich bei einem 30jährigen Weibe kleines Ostium und unentwickelte Tubenlippen, wie ungefähr bei einem 5jährigen Kinde. Aehnliche Befunde finden wir bei Voltolini[3]), Löwenberg[4]) u. a. verzeichnet. In vielen Fällen liegt der Grund der ungewöhnlich kleinen Tubenmündungen in einer Verengerung derselben durch Narbenbildung infolge von Geschwürsbildung an ihrem Schleimhautüberzuge; derartige Fälle sind bereits mehrfach beschrieben. In einem mir vorliegenden Falle sehe ich die Pharynxmündung durch weissliches narbiges Gewebe, welches den Tubenwulst, die vordere Tubenlippe und den Tubenboden durchzieht, auf eine kleine kreisrunde Oeffnung von etwa 2 mm Durchmesser reducirt, die ungewöhnlich tief in der Seitenwand des cavum pharyngo-nasale liegt, indem sowohl der Knorpel der Tuba atrophirt ist, als auch der Schleimhautüberzug der Nasenhöhle und des Nasenrachenraums ungewöhnlich dünn ist, weshalb der Tubenwulst nur eben angedeutet ist. Von totaler Verwachsung der Pharyngealmündung finden wir, abgesehen von einigen Angaben[5]), die durch keinen Sectionsbefund belegt, deshalb als zweifelhaft anzusehen sind, sieben sichere Beobachtungen verzeichnet. In einem Falle von Gruber[6]) war die Verwachsung die Folge eines Bildungsmangels, in einem zweiten von Otto[7]) wird die Thatsache ohne Angabe des Grundes kurz erwähnt, in den anderen entstand sie durch vorangegangene Ulcerationsprocesse im Nasenrachenraume. So ist von Czermak[8]) ein Fall beobachtet, wo an Stelle der linken Tubenmündung ein Schleimhautwulst an der Seitenwand des Nasenrachenraumes vorragte, auf welchem ein narbenartig eingezogenes unregelmässiges Grübchen die Endmündung

---

1) Ohrenheilkunde.

2) Lehrb. der Ohrenheilkunde. 1884.

3) Archiv f. Ohrenh. Bd. I, 3.

4) Archiv f. Ohrenh. Bd. II.

5) z. B. Saissy, Tulpius und Boerhave u. a.

6) Wiener medicin. Halle. 1863.

7) Pathol. Anat. 1824.

8) Nach Semeleder (Rhinoskopie).

des Canals andeutete. Virchow[1]) sah durch syphilitisches Narbengewebe, welches den Nasenrachenraum durchzog, die Mündung vollkommen verschlossen; einen ganz ähnlichen Fall beobachtete Gruber[2]). Lindenbaum[3]) beschreibt den Verschluss der Pharynxmündung durch eine $1^1/_2'''$ dicke, derbe Membran von glatter Oberfläche und glänzend weissem Aussehen, Ursache: vernarbte Blatterpustel. Der letzte Fall dieser Art findet sich bei Schwartze[4]), wo die Verwachsung durch scrophulöses Narbengewebe herbeigeführt wurde.

Das ostium pharyngeum kann auch infolge eines Bildungsmangels vollkommen fehlen. Hierher gehören der von Lucae[5]) beschriebene Fall, wo rechterseits die Tuba überhaupt nur im oberen Theile durch eine haarschmale Knochenrinne angedeutet war, ferner die Fälle von Moos und Steinbrügge[6]) und Gruber[7]); im ersteren Falle war ein gleichzeitiges Fehlen der knorpeligen Tuba, im letzteren ein vollständiger Defekt der Ohrtrompete festgestellt worden.

Ich lasse nun die tabellarische Zusammenstellung meiner Messungs-Ergebnisse folgen:

---

1) Arch. f. path. Anat. Bd. 15, p. 313.

2) Bericht 1863.

3) Archiv für Ohrenh. Bd. I, p. 295, derselbe Fall findet sich ausführlicher beschrieben bei Tröltsch, Beiträge zur Geschichte der Ohrenheilkunde.

4) Pathol. Anat. des Ohres in Klebs: Pathol. Anatomie. Berlin 1878.

5) Virchow's Archiv f. path. Anat. Bd. 29.

6) Zeitschrift f. Ohrenh. X.

7) Wiener medicinisches Wochenblatt. 1865.

		m. $^1/_{12}$	m. $^2/_{12}$	m. $^6/_{12}$	m. $^6/_{12}$	m. $^6/_{12}$	w. $^8/_{12}$	w. $^8/_{12}$	m. 1	w. 1	m. $1^1/_2$	w. 3	m. 22	w. 25	w. 25	w. 27	w. 28	w. 28	m. 29	m. 29	m. 30
Senkrechte Entfernung über dem Niveau des harten Gaumens	α	1,5	2,0	5,5	4	2,5	4	4	1,5	3	2,5	4	14	6,5	8	9	9,5	8,5	13,5	13	10
	β	0,5	0,75	4	3	0,5	3	3	0,5	1,5	1,5	2,5	12	4,5	6	6	4,5	5	11	9,5	8
	γ	0,5	0,5	2,5	1,5	0,5	2	2	0	0	0	1	9	2	4,5	2	0	2,5	9	1	6
Senkrechte Entfernung vom Pharynxdach	α	5,5	4	—	7	6	6,5	6	5	—	—	—	11	11,5	10	10	13	8	12,5	8,5	11
	β	6,5	4,5	—	8	7,5	7,5	7	6	—	—	—	14	13,5	11	13,5	16	10	14	11,5	11,5
	γ	8	5,5	—	10	9	8,5	8	7	—	—	—	17	15	13	10	20	11	16	14	19
Entfernung von der hinteren Pharynxwand	α	—	12	—	11	17,5	6,5	—	12,5	11	—	—	14	—	12,5	—	11	—	—	12	19
	β	—	10,5	—	11	16,5	6,5	—	11,5	10	—	—	14,5	—	11	—	11	—	—	11	19
	γ	—	9	—	10	15,5	6,5	—	10	8,5	—	—	11	—	7	—	13,5	—	—	8,5	21
Entfernung von der Concha inf.	α	9,5	—	8	—	9,5	7,5	10	7,5	6,5	7,5	6	10	6,5	6,5	10	8	—	—	8,5	12
	β	9,5	—	9	—	10,5	8	10,5	8,5	7,5	7,5	9	10	11	9	12,5	8	—	—	8,5	12
	γ	11	—	10,5	—	11,5	8	10,5	10	9	9	11,5	15	16	12,5	15	5	—	—	10,5	15

		m. 30	m. 30	w. 30	w. 30	w. 32	w. 32	w. 35	w. 35	m. 37	m. 38	m. 40	m. 40	w. 40	m. 40	m. 42	m. 44	m. 45	m. 45	w. 45	m. 47
Senkrechte Entfernung über dem Niveau des harten Gaumens	α	11	14	12,5	10,5	11	4,5	—	11,5	11	10	1,5	10	8	8	14	13,5	9,5	8,5	10,5	14
	β	8,5	10	9,5	9	8	4	—	9	8,5	6	6	6,5	6,5	5	10	11	5	5	6	8
	γ	5,5	6	7	7	5	3	—	8	7	1,5	1,5	3	5	0,5	7	7,5	3,5	3,5	2,5	1,5
Senkrechte Entfernung vom Pharynxdach	α	10	10,5	9	—	12	12,5	15,5	—	9	6	—	10,5	11,5	—	6	10	14,5	9,5	13	14,5
	β	13	13,5	11	—	15	15,5	17	—	12	10,5	—	13	13	—	9,5	12	17	12	17,5	17,5
	γ	16	17	13	—	18	19	18	—	14	16	—	15	14,5	—	—	13	19,5	14	22	22,5
Entfernung von der hinteren Pharynxwand	α	12	11	16	—	12,5	—	16,5	—	—	11	—	—	12	—	—	11,5	11,5	10	14,5	11
	β	12	11	16	—	12,5	—	16,5	—	—	11	—	—	11,5	—	—	11,5	—	10	14,5	11,5
	γ	9	8,5	13,5	—	11,5	—	15	—	—	6	—	—	10,5	—	—	9	—	—	14	10,5
Entfernung von der Concha inf.	α	7	11	10	6	11	7	13	12,5	12	10,5	6,5	8	11,5	7,5	14,5	14	7	10	10	12
	β	9	11	10	10	11	8,5	13	11	12	10,5	8,5	8	12	12	14,5	14	—	13	10	12
	γ	13	14	13	15	13	13	14	14,5	15	18	13,5	11	12,5	6	18,5	18,5	—	14	11,5	14

		m. 47	m. 49	m. 49	m. 50	m. 50	m. 50	m. 50	w. 50	w. 50	w. 50	w. 50	w. 50	m. 53	m. 55	m. 55	m. 56	m. 58	m. 60	w. 75	w. 84
Senkrechte Entfernung über dem Niveau des harten Gaumens . .	α	15	13	7	13,0	15	9,5	10	12,5	9,5	17	16	8	15,5	9,5	11,5	13	14	12,5	12	10
	β	12	10,5	4	7,0	9,5	6	8	15	6,5	14	13,5	6	11	6	6	9	11	11	7,5	8,5
	γ	8,5	8	1,5	2,0	4,5	2	5	16,5	4	12,5	10	4,5	8	2,5	1	7	9	9	3	7
Senkrechte Entfernung vom Pharynxdach .	α	8	8,5	10	9	12	9	9,5	—	10	10	13	10,5	9	—	11,5	9,5	12	11	—	9
	β	11,5	10,5	13	12,5	17	13	12,5	—	13	11,5	15,5	14	12	—	17	13	14	12,5	—	10,5
	γ	15,5	13,5	15	15,5	22	16	15	—	15	14	18	12	18	—	21,5	15	17	14	—	12
Entfernung von der hinteren Pharynxwand .	α	13	12	10	12	12	12	13	—	12	—	12	11	—	—	14	12	12	11,5	—	11
	β	13	11	10	12,5	11	12	13	—	12	—	12	11	—	—	13,5	12	12	11,5	—	11
	γ	13	10	11,5	11	10,5	8	10	—	7	—	9,5	9,5	—	—	13	8	9	10	—	11
Entfernung von der Concha inf.	α	8	10	10,5	12	10,5	11	7,5	6	8	10,5	10	11	12	7	10,5	10,5	11	10,5	—	11
	β	8,5	12,5	11	12	10,5	14	7,5	6	8	10	11	11	12	8	11	10,5	12	10,5	—	10
	γ	9	13,5	10	14	14	16,5	10,5	8	11,5	12	12	13,5	14	10	12	14	15,5	11,5	—	11

α = vorderer oberer Rand des Ostium.

β = ungefährer Mittelpunkt.

γ = hinterer unterer Rand.

m = männlich.

w = weiblich.

Die unter m, bezw, w stehenden Ziffern bedeuten das Alter nach Jahren.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXXIV und XXXV.

In sämmtlichen Figuren ist:

a. g. p. = arcus glosso-palatinus.
a. ph. p. = arcus pharyngo-palatinus.
b. ph. = bursa pharyngea.
LW. = Levatorwulst.
m. n. i. = meatus narium inferior.
m. n. m. = meatus narium medius.
m. n. s. = meatus narium superior.
C. i. = concha inf.
C. m. = concha med.
C. s. = concha sup.
p. d. = palatum durum.
p. m. = palatum molle.
p. s. n. = plica salpingo-nasalis.
p. s. p. = plica salpingo-palatina.
p. n. l. = plica nasalis lateralis.
p. s. ph. = plica salpingo-pharyngea.
R. G. = Rosenmüller'sche Grube.
si. f. l. = sinus faucium lateralis.
si. f. s. = sinus faucium superior.
si. sph. = sinus sphenoidalis.
s. n. p. = sulcus nasalis posterior.
s. ph. o. l. = sulcus pharyngo-oralis lateralis.
s. s. p. a. = sulcus salpingo-palatinus ant.
s. s. p. p. = sulcus salpingo-palatinus posterior.
T. = Tonsille.
Tb. W. = Tubenwulst.
t. ph. = tonsilla pharyngea.
v. T. L. = vordere Tubenlippe.

Ausserdem: in Fig. 2: a = dem Schleimhautbalken, der die auf eine kleine ovale Vertiefung reducirte Rosenmüller'sche Grube in der Tiefe in zwei Theile theilt,

in Fig. 3: b = dem Streifen des levator veli oder des lig. salp.-pal. post., das zum Boden des sulcus salpingo-palatinus ant. zieht und die Schleimhaut in Form einer Falte empordrängt,

in Fig. 5: c = einer Schleimhautbrücke (von 3 mm Breite), welche sich vom Tubenwulst über die Rosenmüller'sche Grube zur hinteren Pharynxwand hinüberspannt,

in Fig. 16: d = einer 1 mm breiten Schleimhautbrücke, die sich über die Rosenmüller'sche Grube hinüberspannt,

in Fig. 20: e = b in Fig. 3.

in Fig. 24: v. l. Tb. Wd. = vordere laterale Tubenwand.

Berichtigung

zu

der Arbeit von Dr. A. Dogiel: Ueber den Bau des Geruchsorganes der Ganoiden.

Bd. XXIX, p. 74 ff.

In Folge der Streichung mehrerer Figuren haben sich beim Druck der oben genannten Arbeit Irrthümer beim Citiren der Abbildungen eingeschlichen, welche wir im Nachstehenden mittheilen und zu verbessern bitten.

1) Ist an manchen Stellen das Citat der Tafel unterblieben, so p. 81 zweimal, p. 82, p. 83 zweimal, p. 84 zweimal, p. 85 viermal, p. 86 dreimal, p. 87 dreimal, p. 88, p. 90, p. 91, p. 92, p. 96. Hier ist überall Tafel V zu ergänzen, die sich auf die Ganoiden bezieht. p. 104, 105, 106 ist Taf. VI zu ergänzen; p. 116, p. 118 und p. 122 Taf. VII.

2) Ausserdem lese man:

p. 85 statt Fig. V, 1, 2 a, 3 a — Taf. V, Fig. V, 1, 2 a.
p. 85 „ Fig. VI, 1, 2, 3, 4, 5 a, 6 a, 7 a, 8 a, 9 a, 10 a — Taf. V, Fig, VI, 1, 2, 3, 4, 5 a, 6 a, 7 a.
p. 87 „ Fig. V, 2 b, 3 b, 4 b, 5 b; Fig. VI, 5 b, 6 b, 7 b, 8 b, 9 b, 10 b; Fig. VIII, 1, 2, 3 b, 4 b — Taf. V, Fig. V, 1 b, 2 b; Fig. VI, 4 b, 5 b, 6 b, 7 b; Fig. VIII, 1, 2, 3 b.
p. 87 „ Fig. V, 3 b; Fig. VI, 7 b — Taf. V, Fig. VI, 5 b.
p. 87 „ Fig. V, 2 b; Fig. VI, 5 b, 6 b; Fig. VIII, 1, 2 — Taf. V, Fig. VI, 4 b, 5 b, 6 b; Fig. VIII, 1, 2.
p. 91 „ Fig. XII, 1, 2, 3 — Taf. V, Fig. XII, 1, 2.
p. 92 „ Fig. XIX, 2 b, 8 b; Fig. XV, 1 b, 2 b, 3 b — Taf. V, Fig. XIV, 1, 2 b; Fig. XV, 1 b, 2 b.
p. 94 „ Taf. V, Fig. XIV, 4, 5 — Taf. V, Fig. XIV, 4.
p. 103 „ Taf. VI, Fig. II, 3 a — Taf. VI, Fig. II, 1.
p. 104 „ Fig. II, 6 b — Taf. VI, Fig. II, 4 b.
p. 105 „ Taf. VI, Fig. V, 1, 2, 3, 5 — Taf. VI, Fig. V, 1, 2, 4, 5.
p. 105 „ Fig. V, 4 — Taf. VI, Fig. V, 3.
p. 109 Taf. VI, Fig. XI wurde gestrichen.
p. 110 „ Taf. VI, Fig. XII a, Fig. XIII a, Fig. XIV a — Taf. VI, Fig. XI a, Fig. XII a, Fig. XIII a.
p. 110 „ Taf. VI, Fig. XII, XIII, XIV — Taf. VI, Fig. XI, XII, XIII.

p. 113 statt Taf. VII, Fig. I, 1 a, 2 a, 3 a, 4 a, 6 a — Taf. VII, Fig. I, 1 a, 2 a, 3 a, 4 a.
p. 115 „ Taf. VII, Fig. I, 8 b — Taf. VII, Fig. I, 6 a.
p. 115 „ Taf. VII, Fig. III 6, Fig. V — Taf. VII, Fig. III 6; Fig. V, 2, 3.
p. 118 „ Taf. VII, Fig. I, 8 b, Fig. V, 5 a — Taf. VII, Fig. I, 7 a, Fig. V, 6 a.
p. 119 „ Taf. VII, Fig. I, 5 b, Fig. II, 3, Fig. III, 4, Fig. V, 2, 6 — Taf. VII, Fig. I, 5 b, Fig. II, 3, Fig. III, 3, Fig. V, 1, 2, 6.
p. 122 zweimal statt Taf. VII, Fig. III, 1, 2, 3, 4 b, 5 b — Taf. VII, Fig. III, 1, 2, 3 c, 4 b, 5 c.
p. 125 statt Taf. VII, Fig. V, 2 b, 3 b, 4 b, 5 b, 7 b — Taf. VII, Fig. V, 2 b, 3 b, 4 b, 7 b.
p. 129 ist der Theil der Figur, welcher dem Text entspricht, gestrichen worden.
p. 137 Fig. IX statt Fäden — Aestchen.
p. 138 Fig. III b bezieht sich auf Riechkolben und gehört zu Fig. V.

Beiträge zur Histologie der Harder'schen Drüsen der Amphibien.

Von

George A. Piersol.

Hierzu Tafel XXXVI und XXXVII.

Seitdem Petit[1]) vor anderthalb Jahrhunderten das Vorkommen eines Drüsenkomplexes in der Nähe des inneren Augenwinkels des Frosches erwähnte, finden wir kurze Bemerkungen über das Auftreten dieser Organe bei den Amphibien in den Lehrbüchern verschiedener Verfasser unter dem Namen Orbital-, Harder'scher oder Nickhautdrüsen. Es scheint jedoch bis zum Erscheinen der ausführlichen Arbeit von Wiedersheim[2]) über die Kopfdrüsen

1) Ueber das Auge des Frosches. Mem. de l'académie d. scienc. Paris, 1737. Siehe Stannius, Lehrbuch d. vergl. Anat. Berlin 1846. 9, 198.

2) Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien u. d. Gland. intermax. d. Anuren. Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. 27, 1876.

der geschwänzten Amphibien u. s. w. keine sorgfältige histologische Bearbeitung dieser Drüsen existirt zu haben. In dieser Arbeit findet man die histologische Beschreibung der homologen Organe bei den Urodelen als Theil der Beschreibung der vorderen Kopfdrüsen, deren Drüsen des unteren Augenlides nur als Fortsätze angesehen werden. Das Vorkommen einer an der inneren und vorderen Seite des Bulbus liegenden Drüse ist jetzt für alle Hauptfamilien der Anuren festgestellt, und durch die Untersuchungen von Wiedersheim und Reichel ist auch das Vorkommen eines homologen Organes bei einer grossen Anzahl der Urodelen bewiesen worden.

In der vorliegenden Arbeit werden die Resultate eines Studiums der Histologie dieser Drüsen, sowie einige Beobachtungen über den Thränennasengang bei den gewöhnlichen Gattungen der Amphibien geboten. Von den Anuren sind Rana esculenta, R. temporaria, Pelobates fuscus, Bombinator igneus, Bufo vulgaris und Hyla arborea untersucht worden; von den Urodelen Triton cristatus, P. taeniatus, Salamandra maculosa, Siredon pisciformis und Amphiuma means.

Das noch lebende Gewebe wurde fast ausschliesslich in einprocentiger Chromsäurelösung fixirt, gründlich im Wasser gewaschen und durch 50, 70 und 95 procentigen Spiritus gehärtet; nach Behandlung mit Alcohol absolutus und Terpentinöl mit Paraffin durchtränkt. Schnitte der ganzen Köpfe wurden gemacht so weit als es praktisch war; gewöhnlich waren diese „frontal“, obgleich in manchen Fällen horizontale oder „transversale“ Schnitte ausgeführt wurden; in allen Fällen bildeten die Schnitte vollständige Serien. Die Schnitte wurden auf den Objectträger mit Collodium und Nelkenöl geklebt und nachher gefärbt.

In den Fällen, wo Entkalken der Köpfe nothwendig erschien, ward das Gewebe nach Behandlung mit Chromsäure und schwachem Spiritus, in eine hellstrohfarbige Palladiumchloridlösung (1:2000), zu deren jeden 100 gr 15—20 Tropfen Salzsäure hinzugesetzt wurden, übertragen. Dem Herrn Prof. Fritsch, welcher diese (ursprünglich von Herrn Prof. Waldeyer angegebene) Methode Gewebe zu entkalken, schon seit einer Reihe von Jahren angewendet hat, bin ich die Empfehlung dieses Verfahrens schuldig; von dessen schnellen und vorzüglichen Resultaten kann ich Zeugniss ablegen.

Infolge des sorgfältigsten Waschens nach Chromsäurefixirung,

gelang es mir gute Färbungen mit Alaun-Hämatoxylin und anderen Lösungen zu bekommen, aber bald gab ich die glänzenderen Färbungen zu Gunsten des von Benda modificirten Kupfer-Hämatoxylin auf. Obgleich Zeit und Mühe erfordernd, geben die Resultate dem Histologen doch solche vorzügliche Präparate an die Hand, dass derjenige, welcher diese Methode einmal beherrscht hat, auf ihre Vortheile nur ungern verzichten wird. Unter solche sind zu rechnen die unfehlbaren Wirkungen der mit Chromsäure behandelten Gewebe, obgleich es mit alkoholischen und anderen Präparaten eben so gut gelingt; ferner, die vollständige Kontrolle über die Intensität der Färbung und die Leichtigkeit Fehler zu verbessern; dann aber hauptsächlich, die Klarheit und scharfe Begrenzung der vorkommenden Bilder. Jede Zelle und jeder Kern zeigen die Struktur mit besonderer Deutlichkeit, gleichviel ob die Figuren der Kerntheilung, oder dem gewöhnlichen Charakter angehören. Die Objectträger mit den aufgeklebten paraffinfreien Schnitten werden aus destillirtem Wasser in eine schwachsaure, beinahe gesättigte Lösung von essigsaurem Kupferoxyd übertragen, und bleiben in derselben im Brütofen (48° C.) 12 bis 18 Stunden lang liegen. Nachdem man sie fünf Minuten mit mehrfach erneuertem destillirtem Wasser gewaschen hat, werden sie mit 10 Procent Alkohol-Hämatoxylinlösung gefärbt bis sie blauschwarz geworden, dann in mit Wasser verdünnter Salzsäure (1 : 300) bis zur gelblichen Farbe, abgespült mit Wasser und in frische essigsaure Kupferoxydlösung getaucht bis sie wieder blau geworden; sorgfältiges Waschen in Wasser, Spiritus, Alcohol absolutus, Canadabalsam. In vielen Fällen wurden die Schnitte noch mit Eosin nachträglich tingirt, so dass sie Bilder lieferten, welche nur wenig zu wünschen übrig liessen.

Zur Untersuchung der Nerven wurde die Golgi'sche Goldmethode angewendet: das frische Gewebe bleibt in einprocentiger Arsensäurelösung bis zur Durchsichtigkeit, lag 20 Minuten in Goldchloridlösung (1 : 300), kam dann in Arsensäurelösung (1 : 200) über die Spiritusflamme bis es sich purpurroth färbte, Abspülen in Wasser, verdünntem Glycerin, Gummi-Glycerin.

Die Harder'sche Drüse der Amphibien im Allgemeinen lässt sich als eine mehr oder weniger entwickelte, in der Orbita oder im unteren Lid liegende, gewöhnlich von einer deutlichen Binde-

gewebsschicht umgebene, auf die Conjunctivalfläche mündende, zusammengesetzte tubulöse Drüse beschreiben.

Da manche histologische Verschiedenheiten dieser Organe bei den Anuren und den Urodelen auftreten, wird es vortheilhaft sein, sie bei jeder dieser Klassen besonders zu betrachten.

Die Drüse, wie wir sie in dem Frosch antreffen, können wir als Typus dieser Organe der Anuren ansehen. Transversale Schnitte sowohl als frontale sind zu einer genügenden Beobachtung der Lage und der Verbindungen der Drüse wünschenswerth. Ein transversaler, durch die Eintrittstelle des Optikus geführter Schnitt zeigt einen unregelmässig pyramidalen, an der Innenseite des Bulbus verbreiteten Drüsenkomplex, welcher beinahe den ganzen Raum zwischen dem Auge und dem Rande der Orbita ausfüllt (Fig. 4). Die nach vorn sehende Spitze der Masse ist durch den unregelmässig ausgedehnten Ausführungsgang gedrungen; die abgerundete und oft eingekerbte Basis ist von Muskelfasern umgeben, welche auch theilweise zwischen die Seite des Drüsenkomplexes und die Wand der Orbita hineinlaufen. Der neben dem Bulbus liegende Theil des Organes zieht sich als eine lange, bandartige Fortsetzung nach hinten und oben, welche an der Sclera zuerst dicht, später durch Muskelfasern getrennt, entlang läuft. Unter den Muskelfasern findet das Band sein zugespitztes, durch einen einzelnen Schlauch gebildetes Ende.

Sieht man die Drüse in einem durch den grössten Theil derselben gelegten frontalen Schnitt (Fig. 1), so stellt sie sich als eine dreieckige Figur dar, deren Basis dicht an der Sclera und deren Seiten, sowie der nach innen gewendete Apex zwischen den daneben verlaufenden Muskelfasern ihre Lage finden. Ungefähr in der Mitte der Drüsenmasse kommt ein unregelmässig ausgedehnter, verzweigter Raum vor, welcher einerseits mit den Drüsenschläuchen, andererseits mit dem Ausführungsgange in Zusammenhang steht (Fig. 1 und 4 R). Diesen Raum dürfen wir vielleicht als „Sammelraum" bezeichnen.

Die Mündungsstelle der Harder'schen Drüse ist von der Hauptmasse des Organes etwas entfernt. Nach einem schräg abwärts und vorwärts gerichteten Verlauf tritt der Ausführungsgang in die Basis des rudimentären Lides ein, zieht sich oft in der Nähe des Thränenkanals entlang, endlich jedoch mündet er an der Con-

junctivalfläche ungefähr dem Ursprung der Nickhaut gegenüber (Fig. 11 s und 16).

Die hinter dem Augapfel liegenden Schläuche des oben erwähnten Bandes setzen sich, wie schon gesagt, sowohl oberhalb des Bulbus als auch hinter demselben fort; wenn nun der Schnitt entweder über der Hauptmasse der Drüse oder hinter derselben gelegen ist, so zeigt sich das Organ in Gestalt eines hinter dem Bulbus dicht an der Sclera liegenden Halbmondes, dessen convexe Fläche von den Muskelfasern umgeben ist.

In einigen Fällen zeigt sich das hintere Ende der Drüse gelappt; durch frontale, in dieser Gegend gemachte Schnitte erhalten wir zwei Theile, deren einer halbmondförmig am Augapfel gelegen ist, deren anderer von Muskelfasern umgeben und durch solche von dem halbmondförmigen getrennt ist; in diesem zweiten kann zuweilen ein noch immerhin grosser Ast der Centralhöhle vorhanden sein.

Die Centralhöhle oder der Sammelraum ist mit einem niedrigen cylindrischen Epithel ausgekleidet, unter dessen Zellen hie und da Becherzellen hervortreten. Dicht unter der Membr. propr. beobachtet man eine von vielen kleinen Zellen und eingestreuten Bindegewebsfasern zusammengesetzte Schicht — eine Art Lymphgewebe. Das Epithel des Raumes geht einerseits in dasjenige der Schläuche der Drüse, andererseits in die Zellen der Conjunctivalfläche über (Fig. 1).

Die in der Centralhöhle entspringenden gewundenen Schläuche sind von einander sehr deutlich abgegrenzt, da jeder Schlauch von einer starken fibrösen Bindegewebsschicht überzogen ist. Diese Hüllen scheinen nur aus groben, wenige Kerne enthaltenden Bindegewebsfasern zu bestehen: das Vorkommen glatter Muskelzellen um die einzelnen Schläuche herum scheint mir sehr zweifelhaft zu sein. Innerhalb der umgebenden fibrösen Schicht liegt die zarte, spindelförmige Kerne besitzende Membrana propria. An verschiedenen Stellen derselben dringen von der Membr. propr. zarte Septa zwischen die Drüsenzellen ein; in einzelnen Fällen bilden sie kernhaltige, sternförmige Figuren, deren Ausläufer unter den Zellen verschwinden.

Das Aussehen der Zellen hängt viel von der physiologischen Beschaffenheit der Drüse ab; ist sie mit Sekret ausgefüllt, so sieht man die Zellen breiter und niedriger, weniger cylindrisch, als wenn

die Drüse entleert ist. In ersterem Zustande zeigt sich das Protoplasma von vielen Sekretkügelchen durchdrungen, und die stark Hämatoxylin aufnehmenden Kerne sind an die Membr. propr. herangeschoben (Fig. 2). Wenn dagegen die Drüse entleert ist, kommt ein zartes aber deutliches Protoplasmanetzwerk und runde weniger Hämatoxylin aufnehmende, in der Nähe der Membr. propr. liegende Kerne zum Vorschein (Fig. 3).

Die in Kupfer-Hämatoxylin oder Eosin ziemlich stark färbbaren Sekretkügelchen scheinen aus eiweissartiger Substanz zu bestehen; sicher kann man annehmen, dass sie nur wenig Fettähnlichkeit besitzen, da das frische Gewebe nach 24 stündiger Behandlung mit starker Osmiumlösung (2 : 100) beinahe ungefärbt blieb, und unter dem Mikroskop nur wenige kleine Körnchen von bräunlicher Farbe zeigte: das vorkommende gewöhnliche Fett war intensiv schwarz geworden. Die im Lumen getroffenen, oft zusammengeflossenen Tropfen gaben dieselbe Reaktion.

Die Sekretkügelchen füllen den ganzen Zellinhalt aus; in der Gegend des Lumens jedoch sind sie manchmal grösser und liegen nicht so dicht neben einander. An Stellen wo das Sekret etwas spärlicher vorkommt, sieht man das zarte Protoplasmanetzwerk. In den Kernen der Zellen lassen sich mehrere dunkel gefärbte Körnchen und Kernfasern wahrnehmen, wenn auch diese vielleicht etwas deutlicher in der geleerten Drüse gesehen werden können.

Ausser den gewöhnlichen Drüsenzellen kommt eine zweite Art zur Beobachtung. Diese Zellen sind in verhältnissmässig sehr kleiner Anzahl vertheilt; sie liegen zwischen den Drüsenzellen entweder an der Membr. propr. oder in der Nähe des Lumens. Auf den ersten Blick denkt man einen in der leeren Höhlung liegenden Freikern vor sich zu sehen (Fig. 6 a), aber genauere Betrachtungen dieser Körper ergiebt, dass um den Kern herum ein sehr zartes und zwar etwas zusammengeschrumpftes Protoplasma zum Vorschein kommt. Um die Frage über die Natur dieser Zellen zu lösen, habe ich eine grosse Reihe von Präparaten durchmustert: ich halte diese Zellen aller Wahrscheinlichkeit nach für eingewanderte Zellen, welche für einige Zeit an der Membr. propr. bleiben, schliesslich aber ihren Weg zwischen die Drüsenzellen nehmen, bis sie von letzteren her ausgepresst und in das Lumen hineingeschoben werden (Fig. 7).

In mehreren Fällen werden bei jungen Fröschen eigenthüm-

liche Massen in dem Sammelraum und Ausführungsgange der Harder'schen Drüse getroffen (Fig. 4 b). Innerhalb einer gerunzelten und längsgefalteten, häutigen Substanz liegt eine Anzahl grosser oder kleiner Sekrettropfen eingeschlossen; sie scheinen bald in einem von membranöser Schicht überzogenen, etwas zusammengeschrumpften soliden Cylinder, bald im Innern eines concentrisch um sie gelagerten hohlen Tubus zu liegen. Diese membranähnlichen Structuren besitzen gewöhnlich einige unregelmässig vertheilte Kerne, sowie auch viele Körnchen und zeigen eine deutliche, der Länge nach gehende Streifung (Fig. 10). Ueber die Art und Weise der Bildung dieser Massen möchte ich mein Urtheil noch zurückhalten, bis ich Gelegenheit habe, die Frage weiter zu verfolgen; jedoch lässt sich sagen, dass sie ihrem allgemeinen Aussehen nach aus durch Reagentien veränderten und von der Unterlage getrennten Sekretschichten zu bestehen scheinen, und dass die darin liegenden Kerne wahrscheinlich diejenigen der Zellen sind, welche zuerst zwischen den Drüsenzellen liegen, endlich aber in das Lumen hinein geschoben sind.

Die oben beschriebene Zusammensetzung der Drüse gilt im Allgemeinen für die Anuren. Es gibt jedoch, wie zu erwarten ist, Abweichungen von der Gestalt des Organes, welche von der spärlicheren Entwicklung der Hauptmasse und des Sammelraumes oder von der stärkeren Ausdehnung des hinter dem Auge laufenden Bandes herrühren: z. B. bei Bombinator und Hyla finden wir die Hauptmasse nicht viel mehr ausgedehnt als die nach hinten gehenden Schläuche; bei Bombinator ist der Sammelraum sehr eng und kurz, während bei Bufo die hinter dem Augapfel sich hinziehenden Schläuche sehr stark entwickelt sind.

Die Beziehung der Harder'schen Drüsen bei Anuren und Urodelen in Betracht zu ziehen, dürfte an dieser Stelle nicht ohne Vortheil sein. Auf den ersten Blick scheinen die im Unterlid bei geschwänzten Amphibien gefundenen Drüsen doch weit von den Orbitaldrüsen der Anuren getrennt zu sein. Ein Studium der Gattungen der verschiedenen Familien jedoch wird uns von ihrer wirklichen Identität überzeugen, ferner davon, dass die vorkommenden Abweichungen nur Verschiedenheiten der Lage und Entwicklung sind.

Bei den niederen Familien der Amphibien, bei denen die

Lider nicht ausgebildet sind, fehlen wahrscheinlich alle Drüsen in der Nähe des Auges. Sicher ist dies der Fall bei Amphiuma means, welche ich untersucht habe. In dieser Gattung nähert sich die Bildung des Auges der des Fisches.

Die Haut breitet sich über die eigentliche Cornea aus, gleichzeitig nimmt die Breite der Epithelschicht ab. Die Hornhaut dieses Thieres lässt sich deshalb in folgende Schichten eintheilen: 1. die Epithelschicht, welche aus mehreren Schichten von Pflasterzellen besteht, und welche an den Rändern der Cornea plötzlich in bedeutender Weise an Dicke zunimmt; 2. die Bindegewebsschicht, deren äusserer, subepithelialer Theil viel dichter als der innere ist; 3. die eigene Substantia propria der Cornea; 4. die Membr. Descemeti; 5. das innere Endothel. Diese deutlich zu sehenden Schichten stimmen mit denjenigen des Fischauges, von Emery[1]) beschrieben, überein.

In anderen Formen, z. B. bei Siredon pisciformis, sind die Drüsen weiter entwickelt; die Hauptmasse der Drüse liegt in der Grundfläche des Lides und nur mehrere Schläuche ziehen sich in das Lid hinein. Bei Salamandra maculata und Triton cristat. kommt eine höhere Verbreitung des Organes zur Beobachtung; das Lid ist von einem starken Band der Schläuche durchzogen. Eine noch viel stärkere Ausbreitung ist bei gewissen ausländischen Gattungen zu bemerken; bei einigen (Batrachoseps nach Wiedersheim und Hemidactylium nach Reichel) sind die Drüsen so stark entwickelt, dass nicht nur der gewöhnliche im Lid liegende Theil, sondern auch ein zweiter in der Orbita und hinter dem Bulbus verlaufender zum Vorschein kommt. Bei diesen Thieren nähert sich der Drüsenkomplex dem Zustande der Anuren.

Dass wir diese stark entwickelten, im Lid und Orbita ausgebreiteten Schläuche nur als weiter laufende Fortsetzungen der vorderen Kopfdrüsen annehmen müssen, wie sie von Wiedersheim angesehen sind, scheint mir ein Studium vieler Serien von frontalen Schnitten nicht zu bestätigen. Die Beobachtungen, welche Reichel über gewisse ausländische Gattungen gemacht hat, aus denen Wiedersheim vornehmlich einige genommen hat, um seine Schlüsse zu ziehen, sind in dieser Beziehung sehr interessant; wir

1) La Cornea dei pisci ossei. Gion. di sc. nat. Vol. 13, 1878.

werden nicht Unrecht thun, wenn wir eine dieser Beschreibungen von Reichel[1]) wiederholen.

Ueber die ausländische Form Hemidactylium scutatum (aus Amerika) schreibt er: „Nach rückwärts verlaufen einige Schläuche an der Innenseite des oberen Orbitalrandes auf dem os frontale weit nach hinten, ähnlich wie dies bei Chioglossa lusitanica der Fall ist, doch treten sie nirgend in Zusammenhang mit der die Orbita ausfüllenden Drüsenmasse, die ich als Harder'sche Drüse in Anspruch nehmen möchte. Wohl legen sie sich dieser Gruppe eng an, so dass bei einfacher Präparation kaum eine Sonderung beider wahrnehmbar sein dürfte; doch die mikroskopische Untersuchung weist nach, dass es sich eben nur um eine Aneinanderlagerung beider Drüsen handelt, und sie sich nirgends in einander öffnen.“ Dieselben Verhältnisse, wie bei Hemidactylium fand er bei Plethodon erythronota und Batrachoseps attenuatus.

Bei Hemidactylium sehen wir eine Form, welche den typischen Zustand der Urodelen sowie Anuren repräsentirt; die Schläuche, welche den Ausführungsgang bis ins Unterlid begleiten, wie ich bei Bufo sah, deuten eine Neigung zu der Anordnung der Urodelen an.

Durch diese Uebersicht der Abweichungen der verschiedenen Gattungen werden wir gerechtfertigt, wenn wir die bei Urodelen und Anuren resp. im Lid oder Orbita angetroffenen Drüsen wenigstens als Homologa betrachten, falls wir sie nicht sogar als in noch näherer Verwandtschaft stehende Organe annehmen dürften.

Wie wir die Drüse des Frosches für den Typus der Anuren hielten, so dürfen wir auch diejenige der Salamandra mac. als den entsprechenden Typus der Urodelen ansehen. Man trifft die Drüse bei diesem Thiere zuerst in frontalen Schnitten in Gestalt mehrerer vereinzelter Schläuche, welche etwas weiter vorn als das Auge ihre Blindenden haben. Die Schläuche nehmen bald an Anzahl zu und bilden ihre Hauptmasse ungefähr der vorderen und unteren Ecke des Conjunctivalsackes gegenüber; von dieser Stelle durchsetzen die Schläuche das Unterlid.

Untersucht man einen frontalen, durch die Mitte des Lides geführten Schnitt, so sieht man einen mehr oder weniger halbmond-

---

1) Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morpholog. Jahrbuch, Bd. VIII, 1883.

förmigen Drüsenkomplex (Fig. 5), welcher den Raum zwischen Conjunctivalfläche und Haut, Basis und freiem Rand des Lides ziemlich vollständig ausfüllt. Sieht man hingegen einen horizontalen Schnitt des Lides an, so zeigt sich der Drüsenkomplex als ein durchaus gleich breites Band, welches das Lid durchsetzt: in einigen Fällen, wie zuerst von Wiedersheim erwähnt war, nimmt das Band an beiden Enden an Dicke zu und gleichzeitig in der Mitte an Breite ab.

Die Masse ist aus den grossen, Aeste treibenden Schläuchen der Drüse zusammengesetzt. Das ganze Organ ist durch eine stark fibröse Schicht von dem umgebenden Gewebe abgegrenzt. Von dieser äusseren Hülle gehen Septa ab, welche die Gruppen der Schläuche von einander trennen; secundäre Hüllen umgeben die einzelnen Schläuche und bilden einen in die Augen fallenden Theil der Drüse. In Bezug des Gewebes der Hüllen, welche um die einzelnen Schläuche herumlaufen, dürfen wir das wiederholen, was bei Anuren gesagt war: d. h. dass die Schichten aus fibrösem Bindegewebe bestehen. Die äussere Hülle jedoch enthält einige glatte Muskelfasern, welche zwischen den Bindegewebsfasern ihre Lage finden. An einigen Stellen sieht man die quergestreiften Muskelfasern dicht an der Hülle laufen.

Die hier getroffenen Schläuche sind durchschnittlich umfangreicher und enthalten Zellen, welche eine grössere aber gewöhnlich weniger cylindrische Gestalt besitzen als diejenigen der Anuren. Hier, sowie bei den letzteren, ändert sich das Aussehen der Drüsenzellen mit der Beschaffenheit des Organes. Ist die Drüse mit Sekret vollgestopft, so scheinen die Zellen breiter und niedriger und das Protoplasma mit Sekretkügelchen gefüllt zu sein (Fig. 6). Ist die Drüse aber entleert, so kommt in allen Zellen ein zartes Protoplasmanetzwerk vor (Fig. 9).

Die Sekretkügelchen sind wahrscheinlich eine eiweissähnliche Substanz, lassen sich mit Hämatoxylin und Eosin färben und gleichen denjenigen, welche Leydig in den Hautdrüsen beschreibt. Ein interessanter Zustand ist in Fig. 8 dargestellt. Die Zelle hat sich theilweise entleert, und man sieht in der Mitte die noch in dem Protoplasmanetzwerk liegenden Sekretkügelchen. Die Kerne der Zellen sind rund, nehmen Hämatoxylin sehr stark auf und zeigen gewöhnlich mehrere dunkel gefärbte Körnchen und einige Fasern.

Wie schon bei den Anuren erwähnt, kommt auch hier eine zweite viel spärlicher vertheilte Art von Zellen vor. Diese liegen zwischen den Drüsenzellen in einem mehr oder weniger deutlichen Raum; das zum Kern gehörige Protoplasma ist sehr zart und durchsichtig, so dass man es nicht selten erst nach der sorgfältigsten Beobachtung wahrnehmen kann. Besonders nach einem Studium bei Salamandra maculata halte ich diese Zellen aller Wahrscheinlichkeit nach für Wanderzellen. Sie liegen häufig zwischen den Drüsenzellen, schlank und in die Länge gequetscht (Fig. 6 a, a); dann findet man Stellen wo sie theilweise (Fig. 7 a), endlich sogar ganz frei im Lumen liegen.

Die Anordnung der Blutgefässe der Harder'schen Drüse bietet nichts Besonderes. Die grösseren Gefässe liegen in dem Bindegewebe, welches die Räume zwischen den Gruppen der Schläuche ausfüllt; die Capillargefässe bilden ziemlich breite Maschen, welche die Schläuche umgeben oder an ihnen entlang laufen.

Ueber die Frage der genauen Vertheilung der Nerven gelang es mir nicht weit zu kommen. Die grösseren Blutgefässe sind von einigen Aesten begleitet und an mehreren Stellen sah ich die Nerven wahrscheinlich unter der Hülle des Schlauches sich ausbreiten. Figuren, welche einigen von den Pflüger'schen entsprachen, kamen auch gelegentlich vor.

Einige Beobachtungen über die Mündungsstelle des Thränennasenganges der Anuren in jungem Zustand, möchte ich hier noch hinzufügen. Die Beschreibung eines besonderen Thränenkanals bei Amphibien, sowie die späteren ausführlichen Arbeiten über den Thränenkanal bei den höheren Klassen verdanken wir Born. Wie man den Lauf des Kanals bei ausgewachsenen Fröschen sieht, beschreibt Born[1]) wie folgt: „Der Thränenkanal zeigt bei beiden Familien in Bezug auf die Stelle, an welcher er aus der Nasenhöhle austritt, vollständige Uebereinstimmung, es ist der Vorderrand der Platte; bei beiden mündet er in eine Ausbuchtung der Aussenwand, welche in der Verlängerung des Einführungskanales nach hinten liegt, läuft an der Aussenwand der Knorpelplatte zwischen maxillare und nasale nach hinten, tritt etwas früher oder später

1) Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morpholog. Jahrbuch, Bd. II, 1876.

durch das lakrymale und mündet zweigetheilt bei den Urodelen im inneren Augenwinkel, bei den Anuren am freien Rande des unteren Lides aus."

In Köpfen junger Thiere finde ich jedoch eine konstante Abweichung in so fern, als der Thränenkanal an der äusseren freien Hautfläche ausmündet, und zwar oft ziemlich weit von dem Rande des Lides entfernt. Dieser merkwürdige Zustand kommt regelmässig bei jungen Rana, Bufo, Hyla und Bombinator vor. Die Thiere, welche ich untersuchte, hatten ihre Metamorphose kürzlich durchgemacht und lebten theils im Wasser, theils auf dem Lande. Der Thränenkanal in der Nähe des Lidrandes verzweigt sich in der Regel in zwei, zuweilen in drei Aeste, welche an neben einander liegenden Stellen der äusseren Haut münden. Fig. 14 zeigt beide Gänge eines jungen Frosches, wie sie in einem transversalen Schnitt vorkamen. Diese Stellen scheinen am häufigsten in der unteren Hälfte des gewöhnlich nur sehr schwach entwickelten Lides zu liegen (Fig 11); mit dem weiteren Wachsthum dieser Gegend wird die Mündungsstelle des Kanales aufwärtsgezogen, bis sie endlich am freien Rande des Lides liegt (Fig. 13).

In einer Serie eines in transversale Schnitte zerlegten Kopfes einer jungen Kröte gelang es mir einen Schnitt zu finden, in welchem beinahe der ganze Gang in der Längsaxe geöffnet war; nur das Lidende bog sich etwas aufwärts und wurde desshalb die Mündungsstelle erst in den folgenden benachbarten Schnitten gefunden. Diese Schnitte habe ich zusammengefügt, um das interessante Bild des ganzen Thränenkanals darzustellen (Fig. 16). Es ist zu bemerken, dass das Flimmerepithel nur im unteren Theil des Ganges vorkommt, und ungefähr der orbitalen Knorpelplatte gegenüber aufhört.

Der Thränenkanal, wie man ihn bei jungen Thieren sieht, besteht aus drei Schichten. Die inneren Zellen des auskleidenden Epithels sind mässig hoch cylindrisch; zwischen deren nach der Membr. propr. zeigenden Enden liegt eine äussere Schicht von kleinen, niedrigen, auf der Membr. propr. ruhenden Zellen (Fig. 12). In der unteren Hälfte des Kanales tragen die Zellen Flimmern wie diejenigen der Nasenhöhle; bei Urodelen ist die Ausbreitung des Flimmerepithels eine beschränktere, weil es nur in der Nähe der Nase zu sehen ist. Hie und da sieht man grosse Becherzellen unter den gewöhnlichen cylindrischen Zellen liegen.

Die breite mittlere Schicht der Kanalwand besteht aus einem zarten Bindegewebe, welches Born als „Schleimgewebe" bezeichnet. Bemerkenswerth ist die Anordnung einer Anzahl langer, spindelförmiger Zellen (Fig. 12 c). Diese strahlen von der Epithelschicht in unregelmässiger Weise aus, und scheinen durch einen Fortsatz in Berührung mit der Membr. propr. zu stehen, während der andere, unter den Fasern der nächstliegenden Schicht verschwindet. Zwischen diesen Zellen liegen andere, deren Fortsätze concentrisch mit dem Lumen laufen und mit den benachbarten sich verflechten. Ausserhalb dieser löcherigen Zone liegt eine feste Schicht von faserigem Bindegewebe (Fig. 12 d), welche allmählich in das umgebende Gewebe übergeht. Bei Salamandra und Triton ist der Kanal gewöhnlich bis zum Lid von einem Ring stark pigmentirter, sternförmiger Bindegewebszellen umgeben.

Eine andere Ausnahme von dem Vorkommen eines Thränennasenganges bei den Amphibien tritt bei Amphiuma auf. Dass ein Thränenkanal bei Proteus nicht existirt behauptet Born; was der Fall bei Proteus ist, kann ich für Amphiuma means ergänzend bestätigen.

Die oben erwähnte Art und Weise der Ausmündung des Thränenkanales ist von Interesse in Bezug auf die Frage, wie sie von Born[1]) aufgestellt ist, „ob die Ausbildung eines besonderen, das überschüssige Sekret aus der Conjunctivalhöhle zur Nasenhöhle abführenden Ganges schon vor dem Beginne des dauernden Luftlebens einsetzt oder diesem mehr oder weniger spät nachfolgt."

Bei diesen jungen Thieren, welche zum grossen Theil im Wasser leben, haben wir einen gut entwickelten Kanal, welcher aber seine Pflicht zu erfüllen nicht eher im Stande ist, als bis die Umgebungen sich weiter verändert haben. Die besondere Stellung des Kanales scheint sehr merkwürdig zu sein; suchen wir die Lösung der Frage bei anderen Klassen, so bemerken wir die Aehnlichkeit zwischen diesem Kanal bei jungen Anuren und den Schleimkanälen der Fische. Eine mögliche Verwandtschaft zwischen diesen Organen hat Born[1]), sowie Solger schon theoretisch behauptet. Die Wahrscheinlichkeit dieser Voraussetzung wird unterstützt von meiner Beobachtung, die ich bei einem jungen Bombinator gemacht habe, d. h. dass

1) Die Nasenhöhlen u. d. Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morpholog. Jahrb. Bd. VIII, 1883, p. 189.

im Lauf des Kanales seitliche Aeste eine freie Verbindung zwischen dem Kanal und der äussern Hautfläche bilden — was bei den Schleimkanälen der Fische auch der Fall ist.

Hiernach haben wir es mit zwei Stufen der Entwicklung zu thun; bei den jungen Amphibien tritt der Zustand vorübergehend ein, welcher bei den Fischen fortdauernd ist.

Schliesslich möchte ich diese Gelegenheit benutzen, Herrn Prof. Fritsch für seine bereitwillige Unterstützung, sowie die ertheilten Rathschläge meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXVI und XXXVII.

Tafel XXXVI.

Fig. 1. Frontalschnitt durch die Hauptmasse der Harder'schen Drüse eines Frosches. Kupfer-Hämatoxylin. Zeiss AA, Oc. 4. S Sclera; R Sammelraum; a, a Aeste des Raumes; b der nach innen zeigende Apex der Masse: h Kerne der Bindegewebshülle; m Muskelfasern; G Blutgefässe.

Fig. 2. Schläuche einer Drüse im thätigen Zustande von einem Frosch. Kupfer-Hämatox. Oelimmer. $^1/_{12}$, Oc. 2. a Kernhaltige Bindegewebsschicht. Die Zellen sind mit Sekret ausgefüllt; die Kerne sind an die Membr. propr. geschoben; einige Sekrettropfen liegen im Lumen.

Fig. 3. Schlauch einer entleerten Drüse einer Kröte. Hämatoxylin. Oelimm. $^1/_{12}$, Oc. 2. Zellen zeigen zartes Protoplasmanetzwerk; Kerne sind rund und liegen nicht so dicht an Membr. propr.

Fig. 4. Transversalschnitt durch die Hauptmasse der Drüse eines Frosches. Kupfer-Hämatox. Zeiss AA, Oc. 4. S Sclera; R Sammelraum; r, r Aeste des Sammelraumes; D Ausführungsgang; z Bindegewebshülle; b eigenthümliche Sekretmassen; m Muskelfasern; P Theil der Drüse, welcher sich nach hinten und oben zieht.

Fig. 5. Frontalschnitt des Unterlides von Salamandra mac. Hämatox. und Eosin. AA, Oc. 2. Drüsen im thätigen Zustande. H Haut; D Hautdrüsen; C Conjunctivalfläche; V Cornea; S Schläuche der im Lid liegenden Harder'schen Drüse; Z umgebende Hülle; G Blutgefässe.

Fig. 6. Ein Schlauch derselben Drüse. Oelimm. $^1/_{12}$, Oc. 2. Die Zellen sind

mit Sekretkügelchen ausgefüllt; a, a Wanderzellen, welche zwischen den Drüsenzellen liegen.

Fig. 7. Zellen derselben Drüse. Oelimm. $^1/_{12}$, Oc. 2. a Wanderzelle, theilweise in das Lumen von anderen Zellen ausgepresst.

Fig. 8. Eine Zelle der entleerten Drüse von Triton cristat. Hämatox. und Eosin. Oelimm. $^1/_{12}$, Oc. 4. In der Mitte der Zelle sieht man die im Protoplasmanetzwerk noch liegenden Sekretkügelchen.

Fig. 9. Theil eines Schlauches von Triton cristat. in entleertem Zustande. Hämatox. und Eosin. Oelimm. $^1/_{12}$, Oc. 2. a zwischen Drüsenzellen liegende Wanderzellen; b Durchschnitt eines Raumes einer Wanderzelle; c Kern des fibrösen Bindegewebes.

Fig. 10. Sekretmasse vom Sammelraum. Kupfer-Hämatox. Oelimm. $^1/_{12}$, Oc. 2. S Sekrettropfen; K Kerne.

Fig. 11. Frontalschnitt des Unterlides eines jungen Bombinator. Kupfer-Hämatox. AA, Oc. 4. Th Thränenkanal; M Mündungsstelle; S Mündungsstelle der Harder'schen Drüse.

Tafel XXXVII.

Fig. 12. Durchschnitt des Thränenkanals eines jungen Frosches. Hämatox. und Eosin. DD, Oc. 4. Th Thränengang mit Flimmerepithel; b Becherzellen; c strahlende, schlanke Bindegewebszellen der mittleren Schichte; d Zellen der äusseren, dichten Bindegewebsschicht.

Fig. 13. Frontalschnitt des Unterlides eines jungen Frosches. Hämatox. und Eosin. AA, Oc. 2. H Haut; Nh Nickhaut; Th Thränenkanal; M Mündungsstelle.

Fig. 14. Transversalschnitt des Unterlides eines jungen Frosches. Kupfer-Hämatox. AA, Oc. 4. Th Thränenkanal; m, m Mündungsstellen; H Haut.

Fig. 15. Frontalschnitt des Kopfes eines jungen Frosches. Hämatox. und Eosin. AA, Oc. 2. N Nasenhöhle; Th Thränenkanal; H Haut; K Knorpelplatte; b Nasendrüsen.

Fig. 16. Horizontalschnitt eines Kopfes einer jungen Kröte. Kupfer-Hämatox. und Eosin. aa, Oc. 2, um ein Drittel verkleinert. Th Thränenkanal; N Nasenhöhle mit Flimmerepithel ausgekleidet; unter den Flimmerzellen liegen die Becherzellen; M Mündungsstelle; ND Nasendrüsen; H Haut; Nh Nickhaut; C Conjunctiva; V Cornea; O Harder'sche Drüse; S Sclera; R Sammelraum; D Ausführungsgang; K Knorpel; M Muskelfasern; * Stelle, an der im ersten Schnitt der Thränenkanal verloren ist.

(Aus dem histologischen Laboratorium der Universität Kasan.)

Nikita Lawdowsky. Ueber die Fortsätze der Nervenzellen in den Herzganglien.

Von

Prof. **C. Arnstein.**

Hierzu Tafel XXXVIII.

Angesichts dessen, dass über Verbleib der Fortsätze der Nervenzellen im Herzen nichts Thatsächliches bekannt ist, mögen im Folgenden einige Präparate beschrieben werden, an denen die Fortsätze von Zellen, die in der Vorhofscheidewand, abseits von den Nervenstämmchen lagen, ganz sicher verfolgt werden konnten. Diese von stud. Nikita Lawdowsky angefertigten Präparate stammen aus dem Jahre 1882 und glaubte ich mit der Mittheilung warten zu müssen, bis wir auch über die in den Nervenstämmchen des Herzens liegenden Zellen etwas Sicheres ermittelt haben. Doch konnte genannter Herr aus äusseren Gründen die Arbeit nicht fortsetzen und will ich mich daher auf ein kurzes, durch ein paar naturgetreue Abbildungen illustrirtes Referat beschränken.

Um die in der Vorhofscheidewand isolirt liegenden Nervenzellen mit ihren Fortsätzen in genügender Schärfe zur Ansicht zu bringen, haben wir uns des Chlorgoldes bedient, behandelten aber das Präparat zuvor eine kurze Zeit mit Essigsäure oder Osmiumsäure. Die Reduction ging in 10 % Ameisensäure vor sich. Die Reduction muss eine kräftige sein, da die peripherischen Zellfortsätze gewöhnlich dünn sind und nur bei intensiver Färbung scharf hervortreten. Abgesehen davon hängt der Erfolg der Untersuchung in einem gewissen Grade vom Zufall ab insofern, als die Lage der Nervenzelle entscheidend ist für die Möglichkeit ihre Fortsätze zu verfolgen. Es gibt nämlich Nervenzellen, die vereinzelt in dünnen marklosen Nervenstämmchen liegen. Man sieht die

Zellfortsätze, man kann wohl auch ihre Zahl bestimmen, aber über die Richtung, die sie einschlagen (und darauf kommt alles an), bleibt man im Unklaren, da die Fortsätze sich im Plexus verlieren und man also nicht bestimmen kann, ob sie central oder peripherisch verlaufen. Es gibt aber andrerseits Nervenzellen, deren Fortsätze so günstig liegen, dass sie bei genügender Färbung einerseits bis an das nächste Nervenstämmchen, andererseits direct bis an ein Muskelbündel verfolgt werden können, wo sie sich in Fibrillen auflösen und an den Muskelspindeln ihr Ende finden.

Das was im Folgenden beschrieben werden soll, ist nicht an jeder beliebigen Herzscheidewand zu sehen. Man muss häufig ein halbes Dutzend Frösche und mehr opfern, bis man eine entscheidende Beobachtung macht, denn bald ist die Färbung eine ungenügende, bald liegt die Zelle nicht günstig genug.

Aus einer grossen Anzahl von mit Chlorgold behandelten Vorhofscheidewänden des Frosches, die mir zu Gebote stehen, wähle ich zunächst 3 Fälle, in denen die Beziehungen der Zellfortsätze zu den Nervenstämmchen einerseits und zu den Muskelbündeln andererseits, vollkommen klar zu Tage lagen. Durch die Zahl und die Anordnung der Zellfortsätze unterscheiden sich aber diese Fälle sehr wesentlich von einander. Die Fig. 4 soll dagegen die Gegenwart einer Spiralfaser illustriren und Fig. 5 bezieht sich auf die Vorhofscheidewand des Kaninchenherzens.

Fig. 1 stellt eine unipolare Zelle dar mit grossem hellem Kerne und körnigem Protoplasma. Sie liegt einem dünnen Nervenstämmchen an und sendet an dem einen Pole zwei Fortsätze aus, von denen der eine in das Nervenstämmchen übergeht, der Uebergang ist aber nicht vollkommen klar, da gerade an der Uebergangsstelle ein Kern liegt, doch zeigt die leichte Biegung dieses Fortsatzes die Richtung an, die er weiter einschlägt. Der zweite Fortsatz verläuft unter Schlängelungen auf einer grösseren Strecke, erreicht ein Muskelbündel, dem er mehrere Zweige abgibt und setzt seinen Verlauf weiter fort, um in einem anderen Muskelbündel sein Ende zu finden.

Fig. 2 stellt eine bipolare Zelle dar, die durch ihre Fortsätze einerseits mit einem naheliegenden Nervenstämmchen, andererseits mit einem Muskelbündel zusammenhängt. Der aus dem Nervenstämmchen austretende Axencylinder ist verhältnissmässig breit und anfangs fibrillär, ungefähr in der Mitte seines Verlaufs

wird er körnig und senkt sich in den Zellkörper ein, wo er noch eine Strecke weit als helleres Band zu verfolgen ist. Seine scharfen Contouren verwischen sich an der Grenze eines hellen Hofes, der den Zellkern umgibt. Wir haben hier den seltenen Fall, wo man den geraden Fortsatz noch innerhalb der Zelle eine Strecke weit verfolgen kann (Arnold, Fromann u. A.). Dieser Fortsatz ist von einer Scheide bedeckt, die auf den Zellkörper übergeht, sie ist kernhaltig und wird erst unscharf, oder verschwindet an dem entgegengesetzten Pole da, wo der zweite Fortsatz abgeht. Dieser unterscheidet sich von dem ersten dadurch, dass er viel dünner ist, geschlängelt verläuft und sich wiederholt theilt. Seine Theilungsäste konnten ganz sicher bis an die Muskulatur verfolgt werden, wo sie sich zwischen den Muskelbündeln der weiteren Beobachtung entzogen. Durch diesen Fortsatz wird zweifelsohne die Muskulatur innervirt. Was den anderen anlangt, so ist sein Verlauf im Nervenstämmchen nicht weiter zu verfolgen.

Fig. 3. Man sieht zwei multipolare Nervenzellen *a* und *b*, die mit einander durch einen dicken protoplasmatischen Fortsatz zusammenhängen. Die Zelle *b* besitzt, abgesehen von der Anastomose, drei Fortsätze, von denen der eine (*c*) bis an das Nervenstämmchen zu verfolgen ist, der andere (*d*) bis an ein Muskelbündel, während der dritte (*e*) sich bald im Gewebe verliert, da er wegen seiner Feinheit nicht weiter verfolgt werden kann. Von der Zelle *a* treten mehrere feine Fortsätze ab, die zum Theil im Gewebe verschwinden, zum Theil (*f*) Plexusbildungen eingehen.

Fig. 4 stellt eine unipolare Zelle dar, in der Nähe des einen von den beiden Hauptnervenstämmen, die in der Vorhofscheidewand verlaufen. Die Zelle liegt in einer bindegewebigen Kapsel, die auf die Fortsätze übergeht und mit der bindegewebigen Scheide des Nervenstämmchens zusammenhängt. Innerhalb dieser Kapsel sieht man, abgesehen von der Zelle, vollkommen scharf zwei Fasern, von denen die eine breiter und fibrillär ist, während die andere dünnere, spiralig verläuft. Hart am Nervenstämmchen besitzt die Spiralfaser einen Kern, sie macht an dem Nervenstämmchen eine Biegung und lässt sich hier noch eine Strecke weit verfolgen. Die Richtung, die die breitere gerade Faser im Nervenstamme einschlägt, war nicht zu eruiren.

Nachdem wir uns überzeugt hatten, dass es in der Vorhofscheidewand des Froschherzens Nervenzellen gibt, deren Fortsätze bis an

die Muskulatur verfolgt werden können, haben wir den Versuch gewagt, dieses Verhalten auch in Bezug auf die Säugethiere zu prüfen. Wir wählten dazu kleine Thiere, doch auch bei den kleinsten von ihnen ist die Vorhofscheidewand zu dick, um in toto auf Zellfortsätze untersucht zu werden. Wir haben also nach eingetretener Reduction des Chlorgoldes die Scheidewand vorsichtig spalten müssen, um genügend durchsichtige Präparate zu bekommen. Dabei geht natürlich vieles durch Continuitätstrennung verloren. Bei einiger Uebung und Geduld erhält man doch schliesslich dünne Häute, an denen man sowohl mikroskopische Ganglien, als Muskeltrabekel sieht. Aus solch einem dünnen Häutchen, das der Vorhofscheidewand des Kaninchens entnommen war, stammt das Präparat, das Fig. 5 wiedergiebt. Man sieht (Fig. 5 B) ein mikroskopisches Ganglion, das aus vier Zellen besteht, die von einer gemeinsamen Kapsel umgeben sind. Das Ganglion hängt durch ein dünnes, aus feinen Fibrillen bestehendes Nervenbündel mit dem Nervenstämmchen zusammen. An dem entgegengesetzten Pole des Ganglion tritt eine dünne Nervenfaser ab, die sich bis zu einem Muskelbündel verfolgen lässt, wo sie sich gabelig theilt. Betrachtet man das Ganglion bei starker Vergrösserung, so sieht man in ihm vier kernhaltige Zellen. Das fibrilläre Nervenbündel verliert sich zwischen den Zellen und ist seine Beziehung zu letzteren nicht festzustellen, dagegen besitzt die äusserste birnförmige Zelle *x* Fig. 5 A einen dünnen, aber sehr scharf hervortretenden Fortsatz, der an zwei Stellen seines geschlängelten Verlaufes Kerne enthält. Dieser Fortsatz kann, wie bereits erwähnt, leicht bis an ein Muskelbündel verfolgt werden, wo er sich in zwei dünnere Fasern theilt, die nicht weiter verfolgt werden konnten. Es hat ganz den Anschein, als ob die vier Zellen des Ganglion aus einer Zelle durch Furchung hervorgegangen wären, wobei der dem Nervenstämmchen zugekehrte Pol mit demselben in Verbindung geblieben ist, während der entgegengesetzte, dem Muskelbündel zugekehrte Pol seine Verbindung mit dem Muskelbündel erhalten hat. Wie dem auch sei, jedenfalls beweist das herangezogene Präparat, dass auch bei Säugethieren die Nervenzellen mittelst ihrer Fortsätze mit der Herzmuskulatur zusammenhängen.

Wir glauben somit den Beweis geführt zu haben, dass die Fortsätze der Nervenzellen in der Vorhofscheidewand mit der Muskulatur zusammenhängen. Es hat sich aber aus-

serdem herausgestellt, dass es sowohl unipolare, als bipolare und multipolare Zellen sind, die dieses Verhalten zeigen. Abgesehen von dem zur Mukulatur sich begebenden Fortsatze besitzt eine jede von diesen Zellen wenigstens noch einen Fortsatz, der sich in das nächst gelegene Nervenstämmchen begibt, um dort zu verschwinden. Ob er im Stämmchen central oder peripherisch verläuft, wissen wir nicht, da wir nicht im Stande waren den zur Nervenfaser gewordenen Fortsatz im Nervenstämmchen zu verfolgen. A priori ist es allerdings wahrscheinlich, dass der in das Nervenstämmchen sich einsenkende Fortsatz central verläuft, weil der entgegengesetzt verlaufende Fortsatz in unseren Fällen (Fig. 2) bis an die Muskulatur zu verfolgen war. Doch will ich vorläufig auf solch eine Beweisführung kein besonderes Gewicht legen, da aprioristische Behauptungen hinsichtlich der in Rede stehenden Nervenzellen zur Genüge aufgestellt wurden. Wir kommen gerade auf diesen Punkt in einer zweiten Mittheilung des Genaueren zurück. Vorläufig genüge die Bemerkung, dass man nach der Richtung des verjüngten Endes einer birnförmigen Zelle nicht urtheilen darf (wie es wohl geschehen ist) über die Richtung, welche der zugehörige Zellfortsatz im Nervenstamme einschlägt (Fig. 1).

Was die Spiralfaser anlagt, so haben wir sie an isolirt liegenden Nervenzellen bis jetzt nicht gesehen, sie kommt wie es scheint nur an den Zellen vor die in Nervenstämmchen und in den Ganglien liegen (Fig. 4). Hier ist es aber unmöglich die Richtung zu bestimmen, da ihr Verlauf sich der Beobachtung entzieht. Doch liegen ähnliche birnförmige Zellen häufig den Nervenstämmchen an. An dem verjüngten Ende der Zelle Fig. 1 treten zwei Fasern ab, von denen die eine im Nervenstämmchen verschwindet und die andere, ohne Spiraltouren um die erste zu beschreiben, geschlängelt verläuft, um an einem Muskelbündel sich zu verzweigen. Diese letzte Faser ist wohl als Analogon der Spiralfaser anzusehen. Man findet nämlich auch in Nervenstämmen unipolare Zellen, deren Fortsätze ein ähnliches Verhalten zeigen d. h. von dem verjüngten Ende einer birnförmigen Zelle treten zwei Fasern ab, die sich ein Mal umwinden, um dann neben einander zu verlaufen. Ich halte es für möglich, dass aus einer Zelle mit Spiralfaser (Fig. 4) durch Axendrehung eine Zelle entstehen kann, wie sie Fig. 1 wiedergiebt und aus dieser unipolaren, mit zwei Fortsätzen versehenen Zelle durch weiteres Wachsthum eine bipolare Zelle (Fig. 2) sich her-

ausbilden kann. Dass der peripherisch verlaufende Fortsatz in Fig. 2 der Spiralfaser entspricht, schliesse ich aus dem Umstande dass er geschlängelt verläuft und wie die meisten Spiralfasern dünner ist als die gerade Faser. Diese letztere ist in unserem Falle durch den entgegengesetzten, im Nervenstämmchen verschwindenden Fortsatz repräsentirt. Er ist breiter und fibrillär, wie es gewöhnlich die geraden Fasern sind, die von solchen Zellen entspringen. Ich glaube, dass nicht nur das Verschwinden, sondern auch das Entstehen der Spiralfasern auf mechanische Momente zurückzuführen ist. Wo diese fehlen, fehlt auch die Spiralfaser. Deswegen findet man in den Herzganglien eingeschlossene birnförmige Zellen mit und ohne Spiralfaser. Findet die später auswachsende Faser keine Hindernisse, so kommt es eben nicht zur Bildung von Spiraltouren und etwa vorhandene Spiraltouren können wieder durch Streckung ausgeglichen werden.

Was die selten vorkommenden multipolaren Zellen anlangt, so sind sie wahrscheinlich auch auf Wachsthumserscheinungen zurückzuführen. Es scheint, als ob sie zur Vervollständigung des feinen, in der Herzscheidewand ausgespannten Plexus dienen. Darauf weist die breite körnige Verbindungsbrücke hin, die die beiden Zellen in Fig. 3 verbindet, ebenso sprechen dafür die fadenförmigen Zellfortsätze, die sich zum Theil im Gewebe verlieren, zum Theil feine Plexus bilden, oder als feinste Fäden die Muskelbündel (*f*) erreichen.

In der Harnblase findet man solche Zellen recht häufig und zwar von sehr verschiedener Grösse, die kleinsten sind von den kernhaltigen Anschwellungen, die an den Kreuzungspunkten und in der Continuität der feinen Nervenfasern liegen, kaum zu unterscheiden. Auch findet man eine ganze Reihe von Uebergangsformen zwischen den grossen multipolaren Zellen und den erwähnten Kernen an den Kreuzungsstellen der Nervenfäden. An den grösseren Zellen sieht man ausserdem sehr häufig die vielfach beschriebenen Furchungserscheinungen.

Es mögen nur noch ein paar Bemerkungen über die Fig. 5 gestattet sein. Möge nun die Zelle x mit den anderen drei Zellen durch Furchung aus einer Zelle (wie oben angedeutet) entstanden sein oder nicht, jedenfalls stellte sie in dem Entwickelungszustande, in welchem sie durch das Chlorgold fixirt wurde, eine unipolare Zelle dar mit einem Fortsatze der peripherisch verlief und bis an

die Muskulatur verfolgt werden konnte, wo er sich gabelig theilte. Die Zelle x steht also ausser Zusammenhang mit dem centralen Nervensystem, innervirt aber die Muskulatur und kann also als automatischer Motor angesprochen werden. Die herangezogene Fig. 5 bezieht sich auf das Kaninchen, doch auch im Froschherzen findet man Zellen, an denen mit Sicherheit nur ein zu der Muskulatur verlaufender Fortsatz nachzuweisen ist. Doch liegen solche Zellen gewöhnlich mit dem Scheitel oder mit der Seite einem Nervenbündel an und kann dadurch ein zweiter dünner Fortsatz leicht verdeckt werden. Betrachtet man Fig. 1, so braucht man sich nur vorzustellen, dass der zweite kurze, im Nervenbündel verschwindende Fortsatz diesem Nervenbündel unmittelbar anliegt, so ist die Zugehörigkeit dieses (wahrscheinlich centralen) Fortsatzes zur Zelle nicht nachzuweisen und man läuft Gefahr eine Kategorie von Zellen aufzustellen, die nicht existirt. — Hiermit soll aber keineswegs die Existenz solcher Zellen absolut in Abrede gestellt, sondern nur auf die Schwierigkeiten aufmerksam gemacht werden, die sich einer reinen und unzweifelhaften Beobachtung in den Weg stellen. Ich muss dabei noch auf eine Möglichkeit aufmerksam machen, die vielleicht eine entscheidende Bedeutung in der von uns ventilirten Frage haben wird. Ich meine die Hypothese von Ranvier, dass die Nervenzellen des Herzens durch Fäden verbunden sind, die von den Spiralfasern abgehen. Erinnert man sich aber der Angaben von Courvoisier, die allerdings ihrer Bestätigung harren, so sind die von Ranvier präsumirten Verbindungsfäden nicht hypothetische, sondern reelle Gebilde. Das Arnold'sche Fadennetz an den Ganglienzellen wird ja in letzterer Zeit auch von den wenigsten Beobachtern anerkannt, obgleich es, wie wir uns wieder vor Kurzem durch Infusion mit Methylenblau überzeugt haben, de facto existirt und zwar als nervöses Gebilde. Es ist also sehr möglich, dass nur ein Theil der Ganglienzellen durch gerade Fortsätze mit dem centralen Nervensystem in Verbindung steht, während ein anderer Theil nur durch Verbindungsfäden, die von Zelle Zelle gehen, mit dem Centrum zusammenhängt. Selbstverständlich reissen diese feinen Fäden bei Isolationsversuchen ab, aber wenn sie auch vorhanden sind, sind sie bei Abwesenheit specifischer Färbung kaum als nervöse Elemente zu erkennen, sie werden gewöhnlich als Kapselbestandtheile bindegewebiger Natur gedeutet. Chlorgoldpräparate leisten in dieser Beziehung so gut als gar nichts. Des-

wegen können wir an unseren zahlreichen Chlorgoldpräparaten diese Frage nicht zur Entscheidung bringen.

Berücksichtigt man den physiologischen und histologischen Sachverhalt, so kommt man in Bezug auf die in Rede stehenden Zellen zu folgender Fragestellung. 1) Hängen die Zellen der Herzganglien durch ihre Fortsätze mit der Herzmuskulatur zusammen oder nicht? 2) Hängen diese Zellen durch feine Fäden untereinander zusammen? 3) Unterscheiden sich die gerade und die Spiralfaser durch ihren Verlauf von einander, welche von ihnen ist die peripherisch verlaufende und welche ist die centrale? 4) Gibt es Nervenfasern im Herzen, die sich direct zu den Muskeln begeben, ohne mit den Ganglien in Verbindung zu treten?

Die erste Frage ist, wie ich glaube, durch die beigebrachten Belege definitiv in positivem Sinne beantwortet. In Bezug auf die folgenden zwei Fragen hoffe ich in Bälde Mittheilungen machen zu können.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXVIII.

Chlorgoldpräparate aus der Vorhofscheidewand des Herzens.

Fig. 1, 2, 3 und 4 stellen Nervenzellen vom Frosche dar, Fig. 5 vom Kaninchen.

Fig. 1, 2 und 5 A sind mit Hartnack $^{8}/_{3}$ gezeichnet, Fig. 5 B mit Hartnack $^{5}/_{3}$ und die 3. und 4. Figur mit Seibert $^{5}/_{3}$.

Die nähere Erklärung ist im Text nachzusehen.

Zur Lehre vom Bau und der Function des musculus thyreo-arytaenoideus beim Menschen[1]).

Von

Dr. **Alexander Jacobson** in St. Petersburg.

Hierzu Tafel XXXIX.

Im April 1884 kam im Klinicum des Prof. E. J. Bohdanowsky ein Patient in meine Behandlung, welcher 9 Monate zuvor im Obuchow'schen Krankenhause tracheotomirt worden war. Die laryngoscopische Untersuchung ergab unter Anderem Folgendes: Die Aryknorpel erwiesen sich, ohne jede Abweichung in Grösse und Contouren, ganz unbeweglich in vollständiger Adduction und verblieben in solcher Stellung unverändert, sowohl bei Phonation und Exspiration, als auch bei tiefster Inspiration, das linke Stimmband blieb während der Inspiration in der Mittellinie des Kehlkopfes unbeweglich; das rechte dagegen contrahirte sich in derselben Zeit derart, dass sein Rand concav wurde; in Folge dessen nahm die Stimmritze eine planconvexe Form an, mit der Convexität nach rechts gerichtet; da der Ursprung und im gegebenen Falle auch die Insertion des Stimmbandes ganz immobile Flächen darboten, so fand die Contraction des rechten Stimmbandes im mittleren Theile der Glottis ligamentosa statt, ein wenig nach vorne von der Spitze des Processus vocalis beginnend. Während der Phonation schloss sich die Stimmritze genügend.

Es fragt sich nun, wie genannte Erscheinung zu erklären sei? Es ist bekannt, dass bei einseitiger Lähmung des Musculus thyreo-arytaenoideus die Ritze eine planconvexe Form annimmt, deren Convexitat gegen den gelähmten Muskel gerichtet ist, — und zwar in Folge dessen, dass, durch Mangel an Contraction des

1) Russisch in der Medic. Wochenschr. „Wratsch“ („Der Arzt“) abgedruckt.

genannten Muskels, das Stimmband nicht gespannt und sein Rand nicht geradlinig wird. Diese Form bleibt bei allen Versuchen, die Stimmritze zu schliessen, erhalten. Bei starker Exspiration hebt sich der Rand des relaxirten Bandes etwas in die Höhe und entfernt sich noch etwas mehr von der Mittellinie. In Folge der aufgezählten Umstände erscheint die Breite des Stimmbandes vermindert. Obgleich auch in unserem Falle eine planconvexe Form der Stimmritze vorhanden war, so hörte damit doch auch die Aehnlichkeit mit dem bei Lähmung des Stimmbandmuskels beobachteten Zustande auf. Im Uebrigen gab es nichts, was einer Lähmung des M. thyreo-arytaenoideus ähnlich sah, welcher bei unserem Patienten bei Phonation sich normal contrahirte, und dem auszuathmenden Luftstrome genügenden Widerstand bot. Die Abduction der rechten Hälfte der Stimmritze hatte einen vollkommen activen Charakter und entsprach der Contraction der übrigen Inspirationsmuskeln. Der beschriebene Zustand kann weder durch Lähmung der Verschliesser der Stimmritze (der Mm. arytaenoideus, crico-arytaenoidei laterales und theilweise des crico-thyreoideus), noch durch Contraction des Abductors der rechten Seite (des crico-arytaenoideus posticus) erklärt werden; in letzterem Falle müssten wir nothwendiger Weise eine Abduction des Aryknorpels bemerken, während das Stimmband geradlinig bliebe. Da es nun einmal nöthig ist, im gegebenen Falle eine selbständige Contraction des Stimmbandes zuzulassen, indem bei vollkommener Unbeweglichkeit beider Insertionspunkte die anderen Muskeln auf keine Weise auf diese Contraction Einfluss haben können, so entsteht die Frage, welchem innerhalb des wahren Stimmbandes verborgenen Muskelmechanismus wir dessen Contraction zuzuschreiben haben?

Wenn wir uns in der Literatur umsehen, so finden wir folgende wichtige Hinweise auf den unmittelbar das wahre Stimmband in Bewegung setzenden Muskelapparat: C. Mayer[1]) beschreibt den Stimmbandmuskel unter dem Namen M. thyreo-arytaenoideus inferior und behauptet, trotz der Ansicht aller Physiologen, dass dieser Muskel das Stimmband nicht spanne, sondern im Gegentheil dasselbe relaxire und bei seiner Contraction in ihm Falten hervorbringt; desgleichen hält Mayer den zweiten Längen-

---

1) Ueber den Bau des Organes der Stimme beim Menschen, den Säugethieren und einigen grösseren Vögeln etc. Breslau und Bonn, 1852, p. 719.

muskel des Kehlkopfes (den m. thyreo-arytaenoideus superior (p. 720), zuerst von Santorini[1]) beschrieben) nicht für den Spanner des falschen Stimmbandes. Es ist klar, dass diese Schlüsse auf theoretischen Spekulationen basiren, welche aus Untersuchungen todter Präparate, und nicht aus direkten Beobachtungen lebender Stimmbänder entspringen. Eine vergleichende Untersuchung über den Bau des Musculus thyreo-arytaenoideus bei verschiedenen Thieren finden wir bei Mayer nicht, und über die ganze Muskulatur des Kehlkopfes ist blos gesagt, dass dieselbe bei Affen mehr entwickelt ist als beim Menschen, und dass einige ihrer Muskeln doppelte oder aus zwei Bündeln bestehende sind.

Bereits 1858 finden wir bei C. Ludwig[2]) eine sehr umständliche Beschreibung des Baues des Musc. thyreo-arytaenoideus. Er theilt ihn in die Portio ary-thyreoidea und ary-vocalis. Letzterer Theil beginnt am unteren Ende der Vorderfläche des Giessbeckenknorpels und erstreckt sich am Stimmbande durch nahezu parallele Fascikel, welche im Stimmbande selbst endigen; die kürzeren Bündel inseriren direkt vor der Spitze des Proc. vocalis, die längeren am Schildknorpel. Bei gemeinsamer Contraction aller dieser Bündel wird das Stimmband nach aussen und unten gezogen. Wenn wir uns eine abwechselnde Contraction der einzelnen Bündel vorstellen, so erhalten wir eine Spannung des Stimmbandes in seiner Länge auf verschiedene Strecken; der zwischen dem contrahirten Bündel und dem Ursprung des Stimmbandes am Schildknorpel liegende Theil wird gespannt erscheinen, dagegen der übrige Theil, d. h. der hintere (zwischen dem erwähnten Bündel und der Insertionsstelle, dem Aryknorpel liegende) gleichzeitig relaxirt (p. 570). Nach Ludwig (p. 570) hat der freie Rand des Stimmbandes die Bedeutung einer Sehne des M. thyreo-arytaenoideus, da in dem hier eingeschlossenen elastischen Gewebe Muskelfascikel inseriren, welche in schräger Richtung zu diesem Rande hinlaufen.

L. Hollstein[3]) theilt den M. thyreo-arytaenoideus

---

1) Observationes anatomicae, Venetiis, 1724.

2) Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Leipzig und Heidelberg. Bd. I, p. 567 und 570.

3) Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Vierte Auflage. Berlin 1865. p. 496.

nicht in einen äusseren und inneren; er beschreibt die Fasern als vom Schildknorpel fast gerade nach hinten und schräg nach hinten und oben verlaufend, und erwähnt, dass oberhalb dieses Muskels nicht selten noch ein besonderer Muskelfascikel sich befindet (der M. thyreo-arytaenoideus super. s. minor).

Ch. Bataille[1]) sagt, dass in der Mehrzahl der Fälle der Rand des M. thyreo-arytaen. Fasern abgiebt, welche zur Chorda vocalis sich hinziehen.

Bei C. L. Merkel[2]) lesen wir Folgendes:

. . . . „Im Uebrigen gelingt es wohl an keinem Kehlkopf, die elastische Membran ohne alle Verletzung der äussern Muskelfasern vom Stimmbandkörper zu entfernen. Es kommt mir beinahe so vor, als ob die parallelen Fasern dieses Muskels kleine Nebenfasern besässen, die sich an die Sehnenscheiden, welche von der äussern Hauptmembran sich einwärts zwischen die zunächst hinter ihr liegenden Muskelfasern schlagen, anheften. Jedenfalls gestattet dieses, wenn auch bis jetzt noch nicht völlig genau analysirte Verhältniss der Faserzüge elastischer und kontraktiler Gewebmassen eine sehr gleichmässige Spannung des Stimmbandrandes, und grössere Variationen im Elasticitätsmaasse des ganzen Stimmbandkörpers als sonst möglich wäre."

E. Verson[3]) dagegen nimmt keine Insertion von Fasern des M. thyr.-arytaen. im elastischen Gewebe des wahren Stimmbandes an.

Um das Verhältniss der Fasern des M. thyr.-aryt. internus zum elastischen Gewebe des wahren Stimmbandes zu erklären, untersuchte H. v. Luschka[4]) mittels Präparation Kehlköpfe mit einer kräftig entwickelten Muskulatur, nach vorläufiger Bearbeitung mit Spiritus oder Chromsäure, und kam zum Schluss, dass „alle dem freien Rande des Stimmbandes angehörigen Fleischfasern des Muskels der ganzen Länge jenes Randes folgten und sich in ihrer muskulösen Eigenschaft vom Schildknorpel bis zur Cartilago arytaenoidea erstreckten."

---

1) Nouvelles recherches sur la phonation, Paris 1861, p. 9.

2) Anatomie und Physiologie des menschlichen Stimm- und Sprachorgans (Anthropophonik). 2. Aufl. Leipzig 1863, p. 144.

3) Beiträge zur Kenntniss des Kehlkopfes und der Trachea, Wien 1868, p. 3.

4) Der Kehlkopf des Menschen, Tübingen 1871, p. 121.

Ein gleiches Resultat ergab auch die Untersuchung dünner Durchschnitte von Kinderkehlköpfen mit bewaffnetem Auge.

J. Henle[1]) beschliesst die Beschreibung des M. thyreo-arytaen. internus damit, das die einzelnen, näher zum Rande des Stimmbandes liegenden Muskelbündel zwischen die elastischen Züge des lig. thyreo-arytaen. inferius eindringen, und sich mit denselben fest verbinden; einige derselben hören hier im elastischen Gewebe auf oder beginnen an ihm.

In den physiologischen Anmerkungen (p. 268 und 269) ist hinzugefügt, dass die Insertion einzelner Fascikel des M. thyreo-arytaen. internus an das elastische Gewebe des Stimmbandes nicht ohne Einfluss auf die Eigenschaften der Schwingungen sein könne.

A. Rühlmann[2]) hat das Stimmband an mikroskopischen Durchschnitten untersucht, und dabei gefunden, dass Insertionen am Rande des Bandes (des Stimmbandes der Anatomen) „ganz bestimmt existiren". Solche Insertionen hat er nur im „Stimmbande im engeren Sinne des Wortes" (d. i. die dünne, aus elastischen und Bindegewebsfasern bestehende Lamelle, welche coulissenartig vorspringt in dem Augenblicke, wo die Stimmritze zum Tönen verengt wird . . . .) nicht gefunden; aber dennoch inseriren die Muskelfasern unmittelbar unter dieser Lamelle in der Bedeckung des Stimmbandes.

Indem K. Störk[3]) die widersprechenden Ansichten Ludwig's und Henle's einerseits, und Verson's und Luschka's andererseits anführt, kommt er zum Schluss, dass die negativen Resultate letzterer Autoren die positiven Angaben Ludwig's und Henle's nicht aufwiegen. „Für letztere scheinen uns die laryngoscopischen Erscheinungen bei der Bildung der Fisteltöne zu sprechen."

---

1) Handbuch d. system. Anatomie des Menschen Bd. II, 2. Aufl. Braunschweig 1873, p. 266.

2) Untersuchungen über das Zusammenwirken der Muskeln bei einigen häufiger vorkommenden Kehlkopfstellungen. Wiener Sitzungsberichte. LXIX, 1874, p. 271 und 291.

3) Laryngoscopie und Rhinoscopie. Handb. der allgem. u. spec. Chirurgie, red. von Pitha und Billroth. Dritter Band. Erste Abtheilung. Siebente Lieferung. 1880, § 57, p. 70.

W. Krause[1]) bemerkt, dass die Fasern des M. vocalis S. thyreo-arytaen. internus parallel mit dem Rande des Stimmbandes verlaufen, ohne successive an demselben zu inseriren. Den M. thyreo-arytaen. super. theilt er in einen lateralis S. minor und einen medialis (Taschenbandmuskel). Desgleichen inseriren nach Ph. C. Sappey[2]) die Muskelbündel der Stimmbandsubstanz nicht an seine elastische Masse, von welcher sie daher beim Präpariren separirt werden.

J. Hyrtl[3]) beschreibt den M. thyreo-arytaenoid direkt, ohne ihn in einen äusseren und inneren zu theilen, und fügt hinzu, dass zufolge einiger Untersuchungen einzelne Bündel dieses Muskels sich im Stimmbande selbst verlieren.

In einem der jüngsten Lehrbücher über Kehlkopfkrankheiten (J. Gottstein)[4]) sind nur die Längenfasern des M. thyreo-arytaen. beschrieben, und hinzugefügt, dass einzelne Fascikel seines äusseren Theiles in die Substanz der falschen Stimmbänder übergehen, und letztere daher sich einander nähern können.

Aus obiger Uebersicht der Literatur ist es ersichtlich, dass die Meinung der Anatomen betreffs der Fascikelrichtung im M. thyreo-arytaen, ihrer Insertion und ihres Verhältnisses zum elastischen Gewebe des wahren Stimmbandes eine sehr widersprechende ist. Und doch ist die Kenntniss der thatsächlichen Richtung der Fascikel dieses Muskels und deren Vertheilung von hohem physiologischem Werth für die Erklärung der Functionen des Stimmbandes.

In einem so feinen musikalischen Mechanismus, wie der Stimmapparat, hat nicht nur ein so actives Element, wie jedes Muskelbündel, sondern es haben auch weniger wichtige Bestandtheile einen hervorragenden Einfluss auf dessen Eigenschaften. Rüdinger[5]) bemerkt ganz richtig, selbst in Betreff des falschen Stimmbandes, dass „an einem so feinen mechanischen Apparat, wie der menschliche Kehlkopf einen darstellt, wir kein Gebilde

---

1) Specielle und makroskopische Anatomie, Hannover 1879, p. 419.

2) Traité d'Anatomie descriptive, Vol. IV. Paris 1879, p. 427 et 428.

3) Lehrbuch der Anatomie d. Menschen. Wien 1882, p. 718 und 719. 16. Aufl.

4) Die Krankheiten des Kehlkopfes. Wien 1884, p. 5 und 6.

5) Monatschrift für Ohrenheilkunde etc. 1876, p. 125.

unterschätzen werden, am allerwenigsten Muskelpartien, die so nahe der Schleimhautfläche angebracht sind, dass sie bei ihren Contractionen auf die Kehlkopfhöhle modificirend einwirken müssen".

Nach dem oben Gesagten erfordert diese Frage dringend neue, specielle Untersuchungen, zu denen mich insonderheit die äusserst interessante physiologische Erscheinung bewogen hat, welche ich an meinem Patienten bemerkt und im Anfange dieses Aufsatzes beschrieben habe.

Wenn sogar die ersten Anatomen keine genügende Antwort auf die zu erörternde Frage geben konnten, indem sie zur Lösung die gewöhnliche anatomische Präparation benutzten, so ist es offenbar, dass in diesem Falle von dieser Methode keine besonderen Resultate zu erwarten waren. Zu fein sind die betreffenden Bündel, zu delikat die Frage selbst, als dass sie auf so grobe Weise gelöst werden könnte; auch ist es nicht ausreichend, um eine Folgerung zuzuziehen, ob sich die den Muskel bedeckende elastische Membran von demselben mittelst Scalpel leicht oder schwer lösen lässt. Daher fand ich es für nothwendig, meine Arbeit mit Hülfe des Mikroskopes auszuführen. Zur Untersuchung kamen in Spiritus erhärtete Kehlköpfe. Um einer Schrumpfung des Musc. thyreo-arytaen. in seiner Länge vorzubeugen, fixirte ich denselben an eröffneten Kehlköpfen.

Auf verschiedene Weise eingebettete Präparate wurden entweder mit einem Rasirmesser oder mit dem Mikrotom geschnitten. Ich verfolgte keine feine histologische Ziele, sondern hatte nur die topographische Vertheilung der Muskelbündel im Auge und erstrebte daher hauptsächlich Schnitte von grosser Ausdehnung. Letztere wurden in zwiefacher Richtung ausgeführt: 1) Querschnitte (frontale) durch beide Bänder, den Ventr. Morgagni, das Spatium subchordale und die fossa innominata, und 2) Längenschnitte in horizontaler Fläche durch die ganze Länge des Stimmbandes, zusammen mit dem Proc. vocalis. Letztere Schnitte theilten das Stimmband in einige Dutzend auf einander liegender Schichten, beginnend mit seiner zum Ventric. Morgagni gerichteten Oberfläche und schliessend mit der Regio hypoglottica. Um sich ein annäherndes Bild von der erforderlichen Anzahl der horizontalen Schnitte zu machen, berufe ich mich auf Disse[1]), welcher

1) Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. XI, 1875.

dieselben gezählt hat. Aus zwei Kinderkehlköpfen hat er 115 Horizontalschnitte gemacht. Bei der Untersuchung von 20 Kehlköpfen Erwachsener, vornehmlich Männern, war es mir nicht möglich, die Schnitte zu zählen, ja ich fand solches auch überflüssig. Von den 20 Kehlköpfen waren 17 männlich, 3 weiblich.

Die Schnitte wurden mit Hämatoxylin gefärbt, in Nelkenöl geklärt und in Canadabalsam eingeschlossen. Unter solchen Bedingungen war die Richtung der Muskelfasern, falls die Schnitte nur nicht zu dick waren, deutlich zu sehen. Leider sind die Muskelfasern an dünnen Schnitten schwer auf mehr oder weniger bedeutende Ausdehnung zu verfolgen, da sie durch verschiedene Flächen hinziehen, welche nicht immer mit der Schnittfläche zusammenfallen, hingegen sind sehr dicke Schnitte zur Untersuchung ganz unbequem; daher muss das Bild des Ganzen oft aus Daten zusammengestellt werden, welche die Untersuchung mehrerer Präparate ergiebt. Obiges bezieht sich nur auf die Erforschung des ganzen Verlaufes der Muskelbündel. Dagegen erhielt ich betreffs der Insertionsstellen des Muskels an meinen Präparaten solche Ergebnisse, welche gar keinen Zweifel zulassen.

Der M. thyreo-arytaen. besteht in seiner Hauptmasse aus Bündeln, welche in verschiedenen Flächen längs der wahren Stimmbänder gehen, beginnend am Schildknorpel und inserirend am Aryknorpel, wie solches bei fast allen Autoren beschrieben wird. Uns interessiren hauptsächlich die Bündel, deren Existenz von einigen Autoren zugelassen, jedoch von der Mehrzahl bestritten wird. Meine Untersuchungen führten mich zu dem Schlusse, dass der Bau des M. thyreo-arytaenoideus ziemlich complicirt ist, da die Bündel in verschiedenen Richtungen ziehen. An den horizontalen Längsschnitten kann man nicht selten beobachten, dass die am Processus vocalis (Fig. 1 b) und an der äusseren Oberfläche des unteren Theiles der Cartilago arytaenoidea beginnenden Muskelbündel, sich allmählich nach innen zum freien Rande des Stimmbandes umbiegen (Fig. 1 d; Fig. 4 c), und in demselben in schräger Richtung mit einzelnen Gruppen von parallelen geradlinigen Fasern enden (Fig. 1 c), welche in das Gewebe des Stimmbandes eindringen, gleichsam wie schräg stehende Zähne eines Kammes. Die mehr nach hinten beginnenden Bündel biegen sich um den Proc. vocalis von hinten nach vorn. Nur die kürzeren dieser Bündel (d) sind an ein und demselben Prä-

parat in ihrer ganzen Ausdehnung, vom Ursprunge bis zur Insertion sichtbar — unweit der Spitze des proc. vocalis. Andere hingegen (Fig. 1 c) inseriren in verschiedenen Stellen im Verlaufe des Stimmbandrandes und mitunter dicht an dem vorderen Winkel der Stimmritze. An ein und demselben Schnitte ist der Ursprung letzterer Bündel nicht sichtbar; man kann sich über dieselben eine Vorstellung nur beim Studium der anderen und besonders der Frontalschnitte (Fig. 2 und 3 h) machen. Auf den horizontalen Längenschnitten ist die Insertion der Muskelfasern an den Rand des Stimmbandes unter einem Winkel von 45° und mehr zu sehen. Auf den Querschnitten traf ich Bündel, welche sich an das Stimmband unter fast rechtem Winkel stemmten und an diesen Präparaten waren sehr häufig Bündel sichtbar, welche in derselben Richtung ziehend, an der äusseren Wand des Kehlkopfes ihren Ursprung nahmen (Fig. 2 h). Offenbar sind das dieselben Bündel, nur sind sie nicht mit ihrer ganzen Länge in das Niveau desselben mikroskopischen Schnittes gelangt.

An den Frontalschnitten kann man sich überzeugen, dass die schrägen und Querbündel des Muskels (Fig. 2 f, h, g), welche zwischen den Längenfascikeln hinlaufend (Fig. 2 i), am Rande des Bandes inseriren, in verschiedener Höhe desselben vorkommen, beginnend von der Höhe des Ventric. Morgagni, d. h. parallel der unteren Wandung des Ventrikels zum inneren Rande des Bandes hinziehen, und zu gleicher Zeit an demselben Schnitte auch auf der unteren Fläche des Bandes, beim Uebergange desselben in die regio subglottica anzutreffen, da, wo die Bündel eine schiefe Richtung von aussen und unten, nach oben und innen zum Rande des Bandes, besitzen (Fig. 2 g). Mitunter gelingt es zu beobachten, dass Bündel, die sich an der unteren Wandung des Ventric. Morgagni hinziehen, sich nach oben an dessen äusserer Wandung umbiegen, und dann wiederum nach unten und innen zurückbiegen, indem sie sich im Taschenbande verbreiten, und auf diese Weise das blinde Ende (d. h. den äussersten Abschnitt) des Ventrikels halbkreisförmig umgeben (Fig. 2 k). Rüdinger (l. c. pag. 124) sagt, dass eine solche Richtung der Bündel bei schwacher Ausbildung des Ventric. Morgagni und mitunter bei weiblichen Subjecten vorkäme. Es ist mir gelungen, die beschriebene Disposition des Muskels auch am männlichen Kehlkopfe zu beobachten. Einige Bündel ziehen sich in senkrechter Richtung längs der äusseren

Wandung des Ventric Morgagni direct nach oben. Vergl. auch die Untersuchungen von Simanowsky: „Beiträge zur Anatomie des Kehlkopfes," dieses Archiv, Bd. 22, p. 690. Im Verlaufe meiner Untersuchungen gewann ich die Ueberzeugung, dass der untere Abschnitt des Stimmbandes, in der Richtung zum Spatium subchordale zu am reichsten an schrägen und queren Bündeln ist, welche an seinem inneren (freien) Rande inseriren. Weder an den Längen- noch Querschnitten, sogar bei mikroskopischer Untersuchung, bei einer Vergrösserung von 60—80 mal, konnte ich mich von der Existenz einer Abgrenzung zwischen einem inneren und äusseren Theil des Musc. thyreo-arytaenoideus überzeugen. Henle (l. c. p. 265) sagt, dass diese Muskeln oft dermassen verwachsen, dass deren Trennung eine künstliche wird. Hyrtl (l. c. p. 718 und 719) beschreibt, wie gesagt, einfach den M. thyreo-arytaenoid., ohne ihn in einen äusseren und inneren zu theilen; dasselbe finden wir bei P. C. Sappey (l. c. pag. 426 bis 428) und bei Hollstein (l. c.). Desgleichen stellt Disse (l. c.) das Vorhandensein zweier Theile des M. thyreo-arytaenoid, eines äusseren und eines inneren in Abrede. Das Factum, dass die schrägen und queren Fasern (Fig. 2 h; Fig. 4 d) nicht selten an der inneren Fläche der Schildknorpellamelle beginnend, sich zum Rande des Stimmbandes ziehen, indem sie der Quere nach die inneren und äusseren Längenfasern des M. thyreo-arytaenoideus durchsetzen und dieselben geradezu mit einander verbinden, spricht schon zu Gunsten der Ansicht, dass beide ein Ganzes bilden.

In vielen Fällen inseriren die schiefen und queren Bündel nur an dem Theile des Stimmrandes, welcher unmittelbar vor der Spitze des Processus vocalis liegt, und man kann sie weit nach aussen in querer Richtung zur entsprechenden Lamelle des Schildknorpels verfolgen (Fig. 4 d). Bei der Mehrzahl der Präparate bemerken wir ausserdem eine Kreuzung der schrägen Bündel am äusseren Rande des proc. vocalis (Fig. 3 e).

Diese Bündel gehen vom Aryknorpel aus in verschiedener Richtung, einzelne verlaufen nach aussen und unten (wahrscheinlich sind das bis hierher reichende Fasern des M. crico-arytaenoideus lateralis). Die queren und schiefen Bündel, welche vom äussersten Rande des Processus vocalis von innen und vorn nach hinten und aussen laufen, helfen bei ihrer Contraction zur Abduc-

tion des Giessbeckenknorpels. Auf diese Weise ist eine so wichtige Function, wie die Erweiterung der Stimmritze, von der Natur nicht ausschliesslich einem Muskel (dem crico-arytaenoideus posticus) übertragen.

Die beschriebene Disposition der schiefen und queren Fasern des M. thyreo-arytaenoideus war in 8 der von mir untersuchten Fällen mehr oder weniger scharf ausgeprägt; in 9 Fällen war das im geringen Grade der Fall, und zwar besonders am äussersten Rande des Proc. vocalis und unmittelbar vor seiner Spitze; in 3 Fällen waren schiefe und quere Fasern, die am Rande des Bandes inseriren, gar nicht vorhanden. Es ist leicht möglich, dass die verhältnissmässig grosse Zahl von Fällen letzterer Kategorie, sowie derer mit schwachentwickelten, querlaufenden Muskelbündeln dadurch bedingt ist, dass viele der von mir untersuchten Kehlköpfe Phthisikern angehörten, bei denen die Stimmbandmuskeln gewöhnlich in bedeutendem Grade atrophisch sind, — selbst in den Fällen, wenn Veränderungen der Stimmbänder selbst nicht zu bemerken sind. Bei derartigen Untersuchungen muss man, wie es sich im Laufe meiner Arbeit herausgestellt hat, vorzugsweise männliche Kehlköpfe mit gut entwickelter Muskulatur wählen, dagegen Präparate von Phthisikern, sowie von Kindern vermeiden, deren Stimmumfang sehr gering ist. Dass H. v. Luschka (l. c.) im Rande des Stimmbandes nur Längenfasern gefunden hat, erklärt sich, meiner Meinung nach, durch den Umstand, dass er mit bewaffnetem Auge ausschliesslich dünne Schnitte von Kinderkehlköpfen untersucht hat. Dessgleichen muss man im Auge haben, dass auch im Kehlkopfe die rechte Hälfte grösstentheils besser entwickelt ist als die linke, so sagt z. B. Störk (l. c. pag. 370): „Dasselbe gilt auch von der Breite der Stimmbänder, die ja schon normal an einem, meist am rechten Stimmband, grösser ist als am andern."

Daher darf man sich, besonders bei negativen Resultaten, nicht mit der Untersuchung der linken Hälfte allein begnügen.

Mir scheint es, dass es jetzt nicht schwer fällt, die an meinem Patienten beobachtete Erscheinung zu erklären.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass im gegebenen Falle die schiefen (M. ary.-vocalis Ludwigi) oder queren Bündel des rechten M. thyreo-arytaenoideus so entwickelt waren, dass sie das Stimmband bei vollkommener Unbeweglichkeit des Aryknorpels (in Adductionsstellung) nach Aussen zogen und auf diese

Weise zu Antagonisten der Längenfasern wurden, welche durch ihre Contraction die Schliessung der Stimmritze bewirken, wozu besonders die äussersten Fasern beitragen können.

Natürlich werden erst fernere Beobachtungen an Kranken die volle Bedeutung der von mir beschriebenen Bündel aufklären. Von verschiedenen Vermuthungen und theoretischen Erörterungen erwarte ich wenig Nutzen. Ob die schiefen Bündel (Ludwig's M. ary-vocalis) sich alle auf einmal contrahiren oder ob eine Contraction einzelner Bündelchen stattfinden kann, welche auf diese Weise abwechselnd verschiedene, nach vorn vom contrahirten Bündel gelegene Abschnitte des Bandes von variirender Länge spannen und die zwischen der Insertionsstelle des genannten Bündels am Stimmbande und seinem Ursprunge am Aryknorpel relaxiren, — diese Frage kann, meiner Meinung nach, vorläufig erst durch anatomische Untersuchungen an Kehlköpfen von Leuten, deren Stimmumfang mehr oder weniger bekannt war, entschieden werden; ferner müsste es auch bekannt sein, wie weit die Leute über Brust- und Fisteltöne verfügten, da derartige vereinzelte Contractionen eine Erhöhung des Tones in verschiedenem Grade bedingen müssen, je nach der Ausbildung des M. ary-vocalis. Es scheint mir, dass der Einfluss von Contractionen dieses Muskels auf die Veränderung in der Höhe des Tones mit dem Andrücken und Verrücken des Fingers auf einer Saite während des Spieles auf einem Streichinstrumente verglichen werden kann. Wenn wir diese Voraussetzung zulassen, so können wir die geringe Entwickelung oder den gänzlichen Mangel des M. ary-vocalis bei vielen Leuten verstehen. Das wäre bei solchen Subjecten der Fall, welche blos wenige Töne in ihrer Stimme besitzen, zu deren Hervorbringen der Contractionsumfang, welchen die M. M. Crico-thyreoidei und die Längenfasern des M. thyreo-arytaenoideus haben, vollkommen genügt. Ob die schiefen Fasern oben genannte Functionen besitzen, das werden erst fernere Untersuchungen ergeben; vorläufig jedoch unterliegt es keinem Zweifel, dass sich mit Hülfe der schrägen und queren Bündel das wahre Stimmband selbständig (ohne Abduction des Aryknorpels) in querer Richtung contrahiren kann, indem es von der Mittellinie nach aussen abweicht; sonst wäre ein Oeffnen der Stimmritze während der Inspiration, bei vollständiger Unbeweglichkeit der Aryknorpel unmöglich zu erklären; es wäre auch schwierig zu begreifen, zu welchem Zweck die schie-

fen Bündel sich bis zum Ende des Stimmbandes, fast unmittelbar bis zur vorderen Commissur erstrecken.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, den Herren Doctoren W. A. Ratimow und G. J. Trachtenberg meine herzliche Erkenntlichkeit hiermit auszusprechen für die collegiale Unterstützung bei vorstehender Arbeit, indem sie mir vorzügliches Material zur Untersuchung aus dem Alexander- resp. Marienhospital bereitwilligst zur Verfügung stellten.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIX.

Fig. 1. Längsschnitt in horizontaler Ebene. a freier Rand des unteren Stimmbandes, b proc. vocalis, c, d Muskelfasern, welche am Rande des Bandes inseriren, e Längsfasern.

Fig. 2. Frontalschnitt. a Taschenband, b echtes Stimmband, c, c Ventriculus Morgagnii, d cart. thyreoidea; e Schleimdrüsen, f, g, h Längsschnitte der Muskelbündel, i, i Querschnitte der Muskelbündel k Muskelbündel, welcher das blinde Ende des Ventriculus umgebend in das Taschenband übergeht.

Fig. 3. Frontalschnitt des hinteren Larynx-Abschnittes. a Taschenband, b Stimmband, c, c Ventriculus Morgagnii, d cart. thyreoid., e, h Längsschnitte der Muskelbündel, f Querschnitt des proc. vocalis.

Fig. 4. Horizontaler Längsschnitt. a freier Rand des echten Stimmbandes, b proc. vocalis, c, d, e Muskelbündel.

Alle Abbildungen sind einer circa 50fachen Vergrösserung abgezeichnet.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

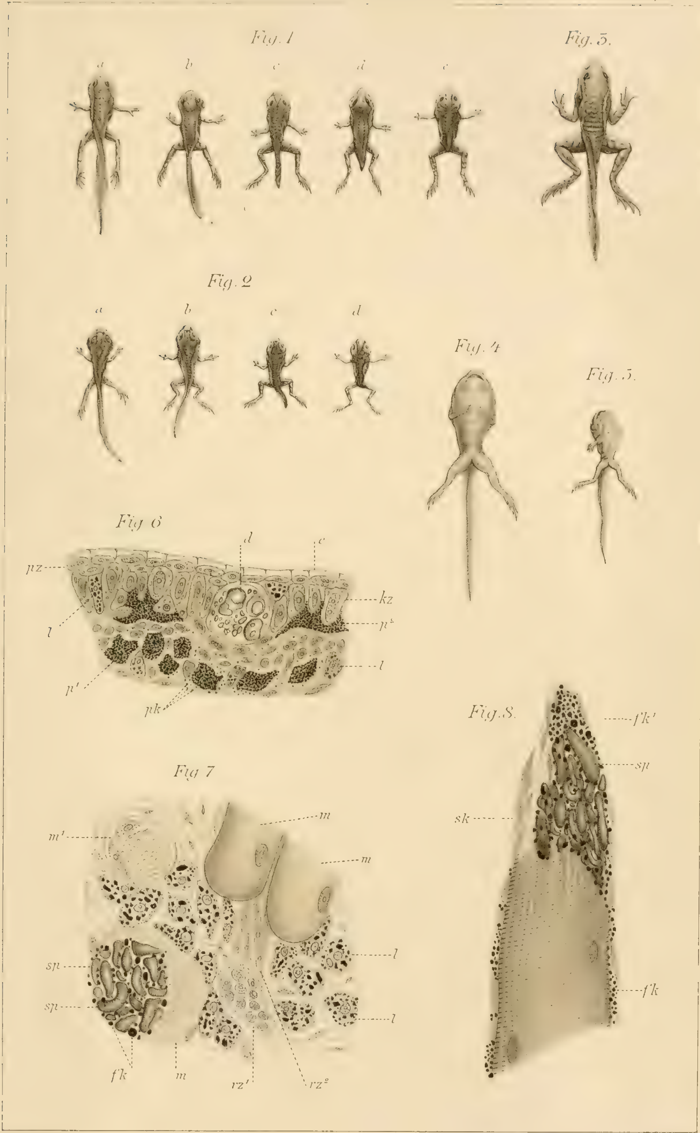
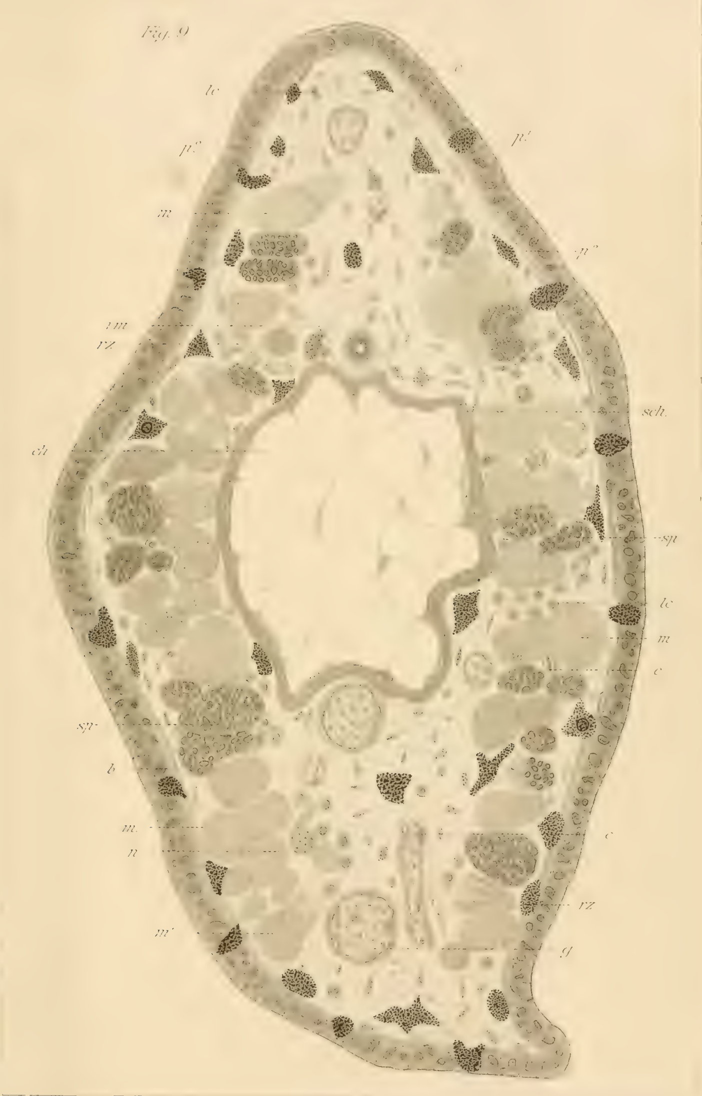


Fig. 1
a
b
c
d
e
Fig. 3.
Fig. 2
a
b
c
d
Fig. 4
Fig. 5.
Fig. 6
d
c
pz
kz
l
p²
l
p'
pk
Fig. 8.
fk'
sp
sk
fk
Fig. 7
m
m'
m
l
sp
sp
l
fk
m
rz'
rz²

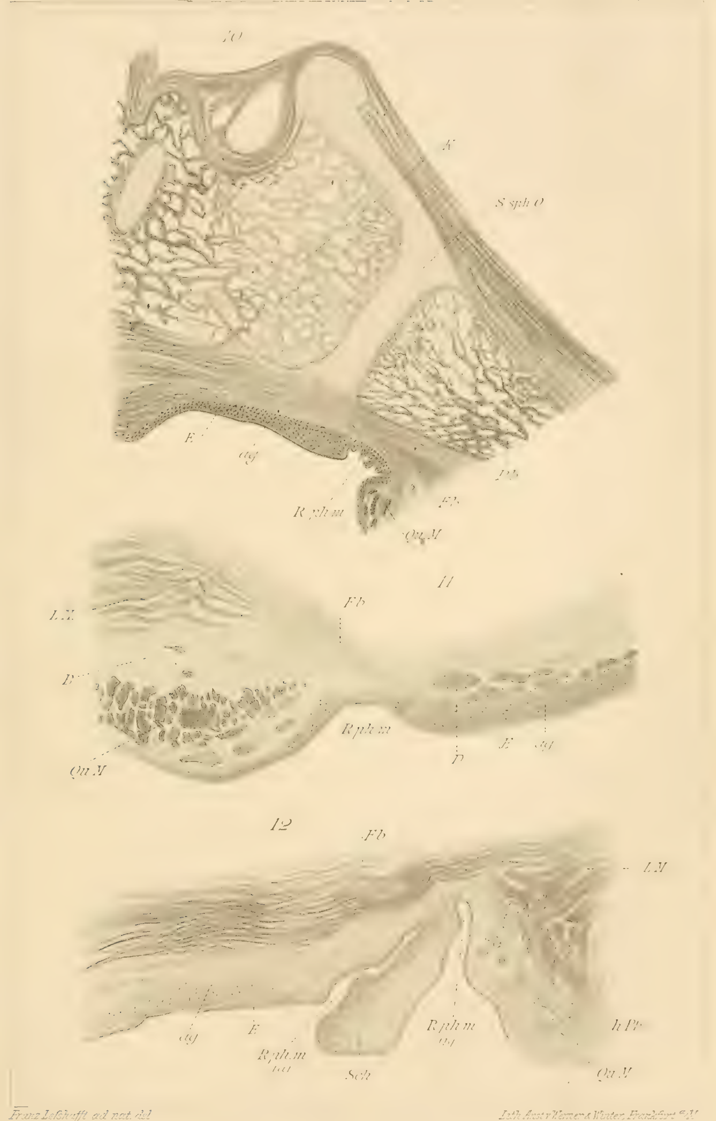



Fig. 9
lc
c
p²
p¹
m
p²
rm
rz
sch.
ch
sp
lc
m
c
sp
b
m.
n
c
rz
m'
g








10
K
S sph O
E
dg
Ph
Fb
R ph m
Qu M
11
L M
Fb
B
R ph m
E
dg
D
Qu M
12
Fb
L M
dg
E
R ph m
lat
Sch
R ph m
h Pr
Qu M















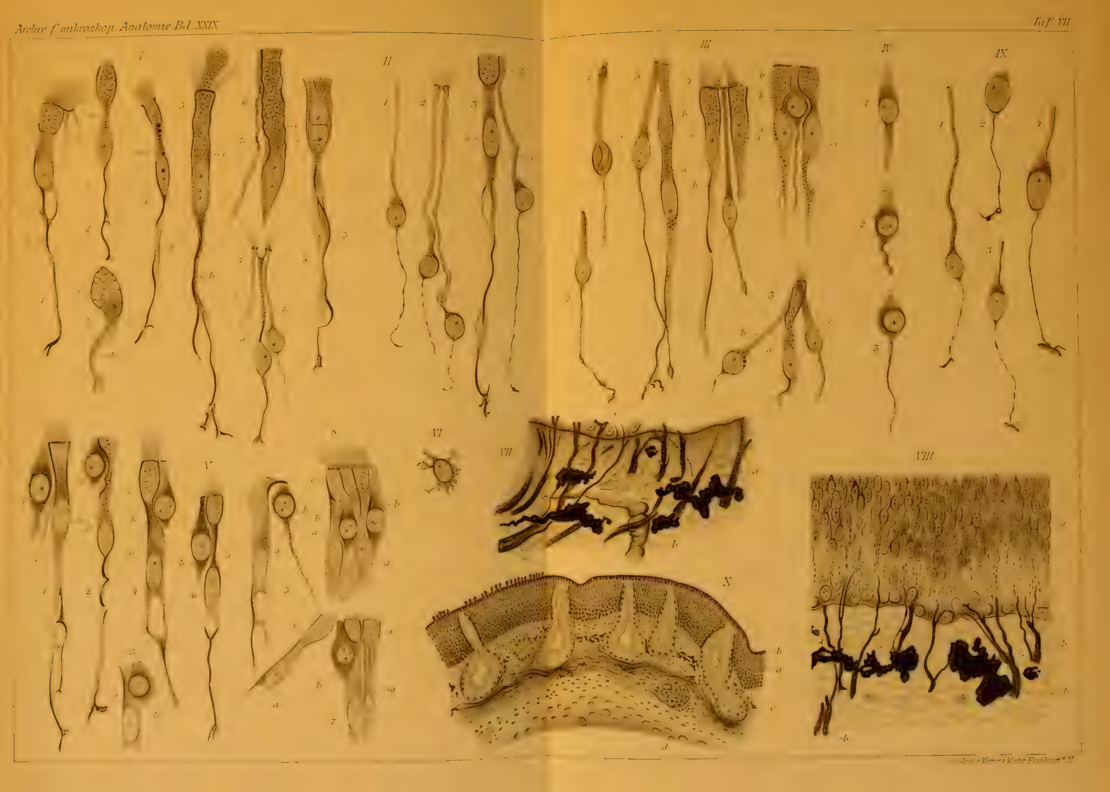


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

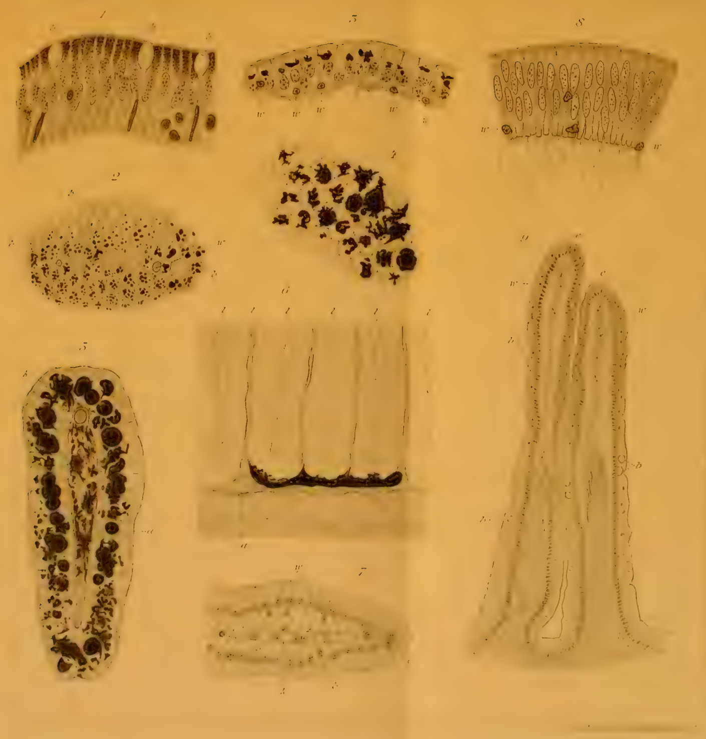







I
II
III
IV
IX
V
VI
VII
VIII
X









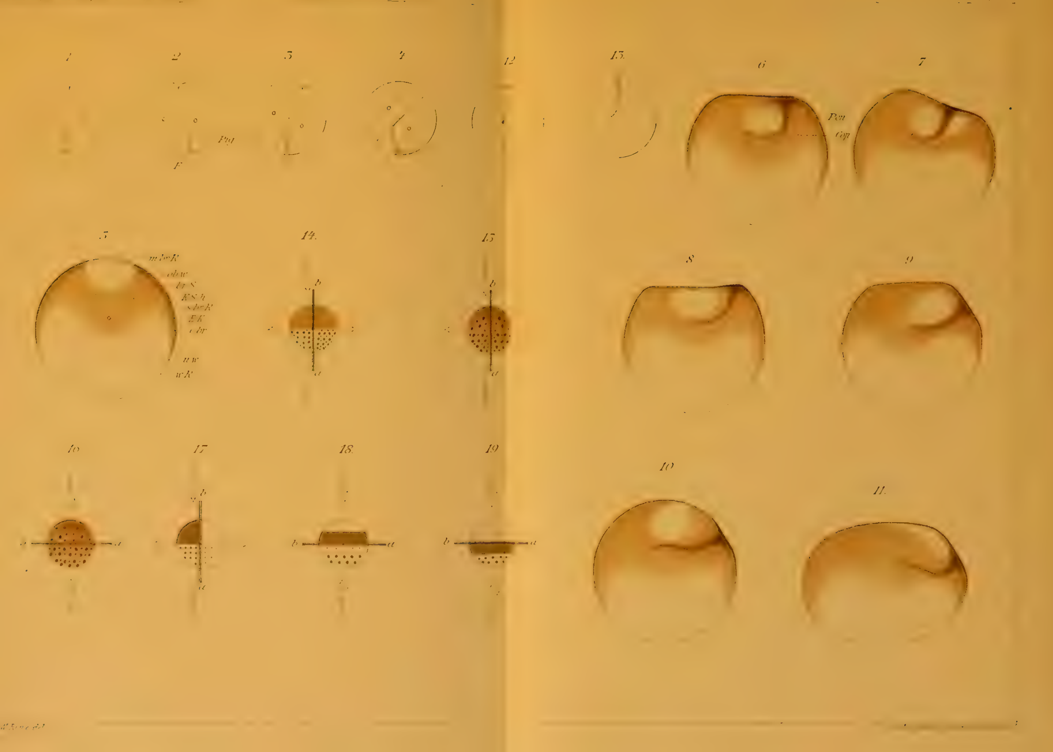



1a
2a
3a
3b
1b
2b
2d
2c
3
4








1
2
3
4
12
13.
6
7
Pig
F
Pen
Cop
5
14.
15
8
9
16
17
18.
19
10
11.
a
b

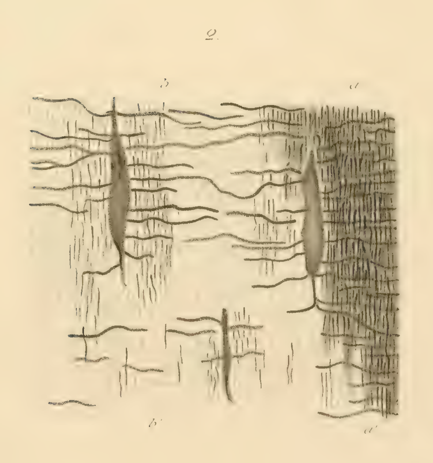


1.

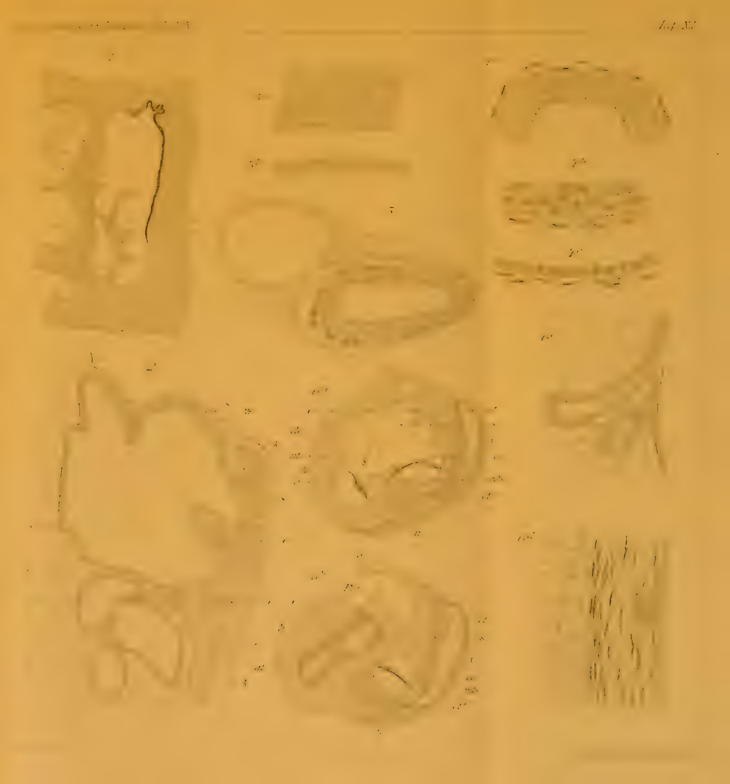


0,05 0,10 Millimeter.

2.















H. Nussbaum del. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.





Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



60

61 62

67

63.

64.

65.

66

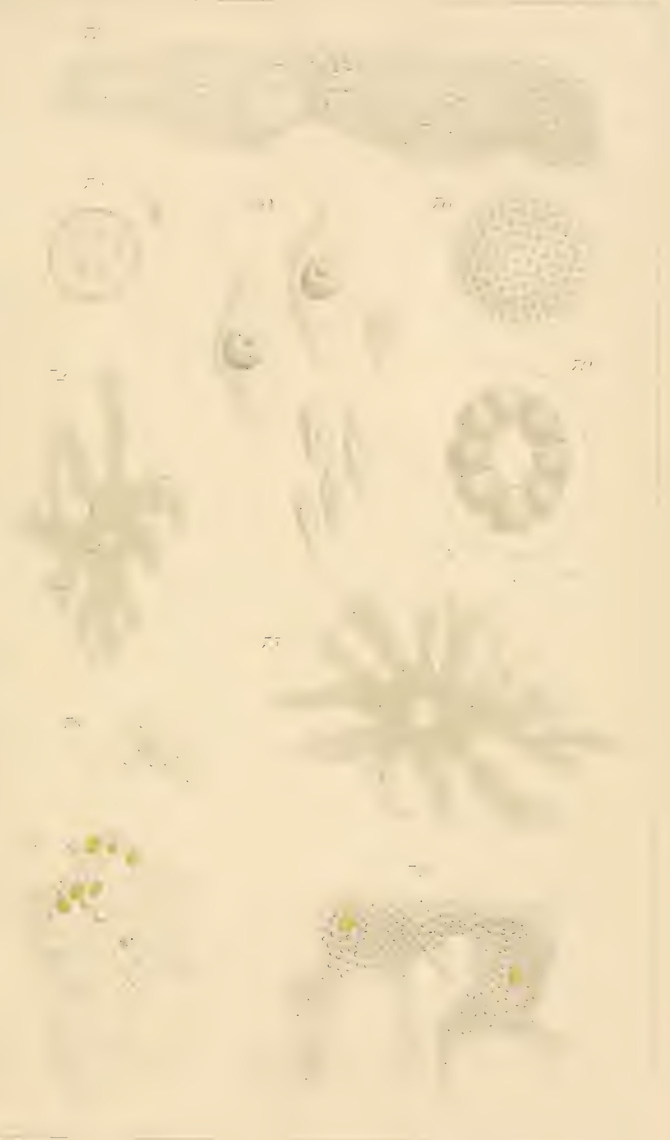
68.

69

M. Nussbaum del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ᵃ/M.









M. Nussbaum del. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankf.





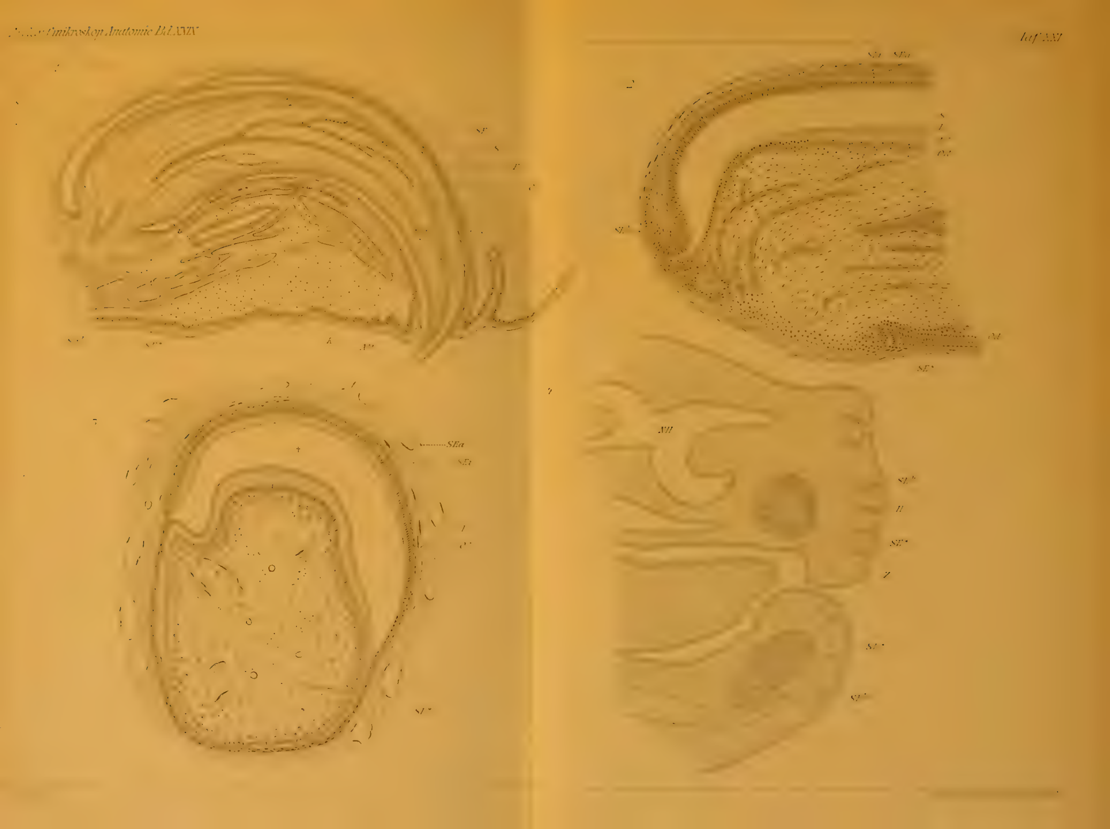




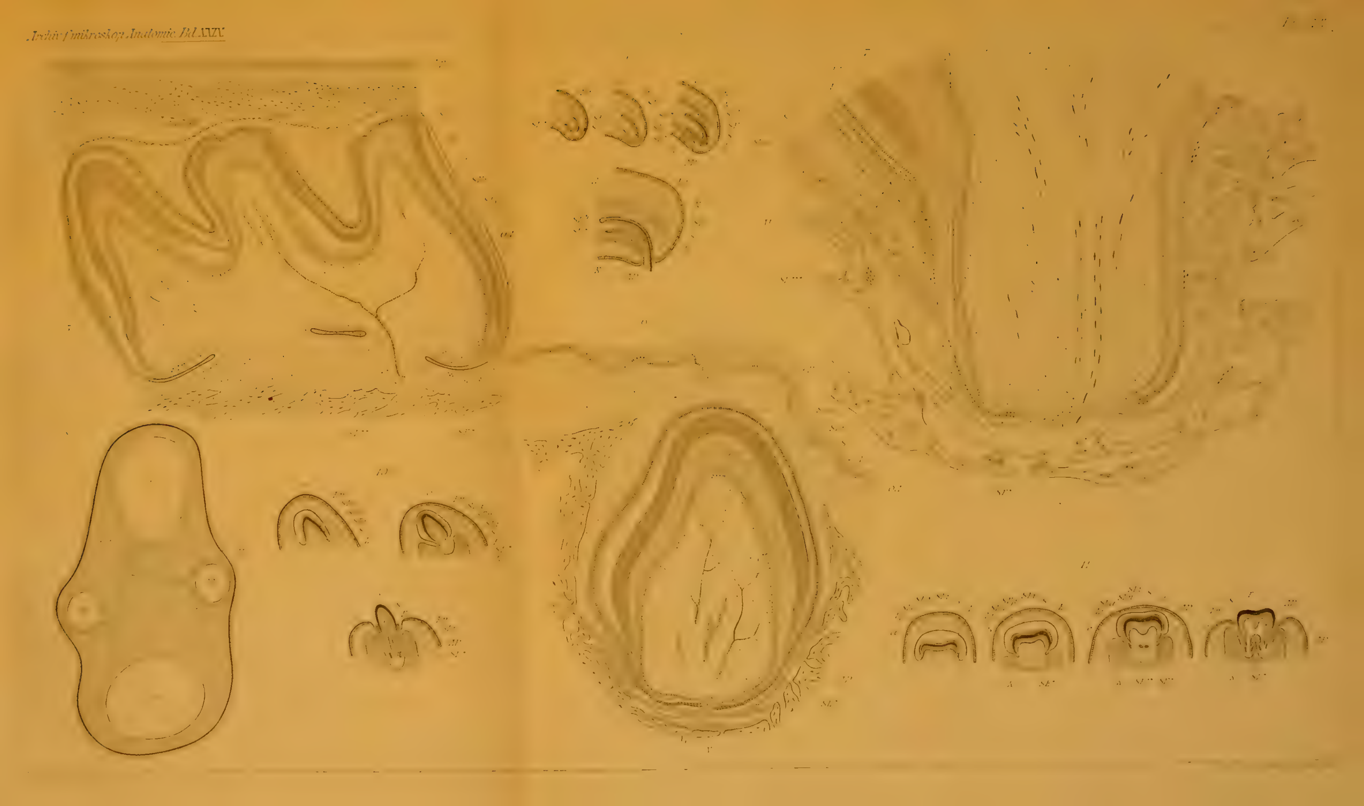


















1 2. 3. 4. 5 6

7ᵃ 7ᵇ 8 9 10

11 12 13 14

Spermatocyten von Salamandra, Theilung.
Heterotypische Form.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt









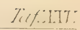
Spermatocyten von Salamandra, Theilung.
Heterotypische Form.







Spermatocyten von Salamandra, Theilung.
Homoeotypische Form.



Taf. XXV.

45. 46. 47.

48. 49. 50. a. b. c. d.

51a. 51d. 51c.

51b. 52. 53. 54.

51e.

Varianten u. A.





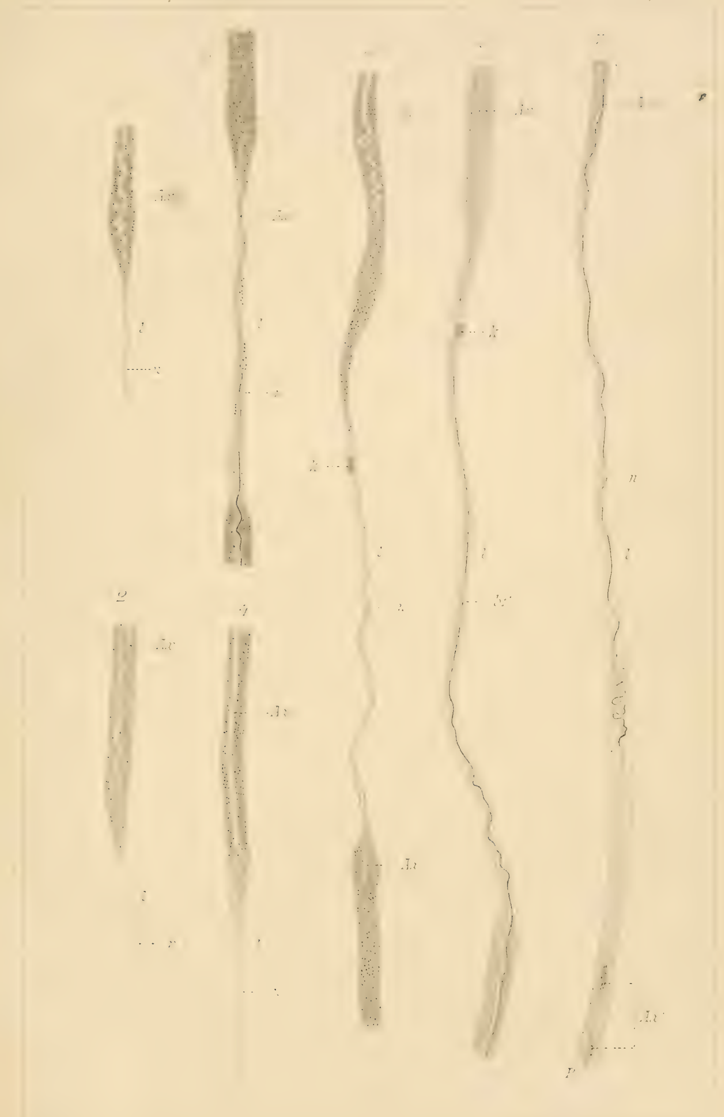







Schematisch vereinfachte Darstellung zum Vergleich.
Ueberall ist nur der dritte Theil der vorhandenen chromatischen Segmente gezeichnet





Delin: Schaffer. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

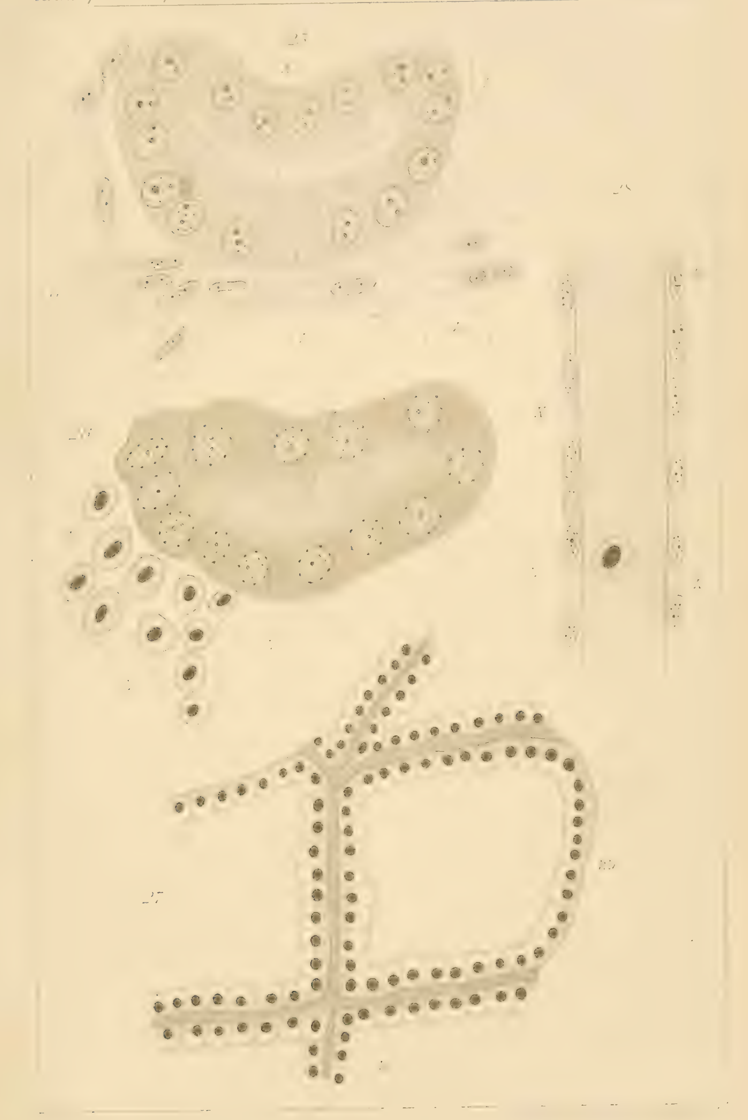










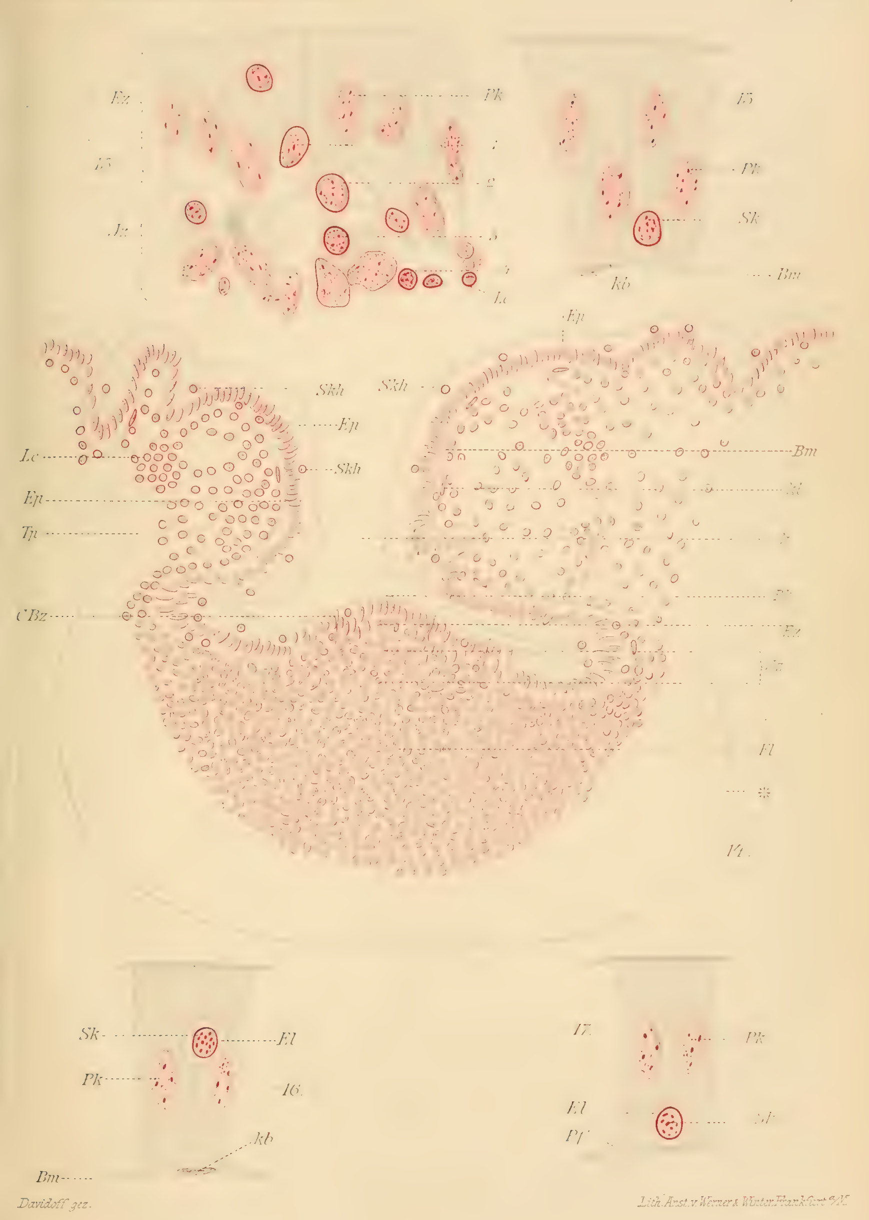












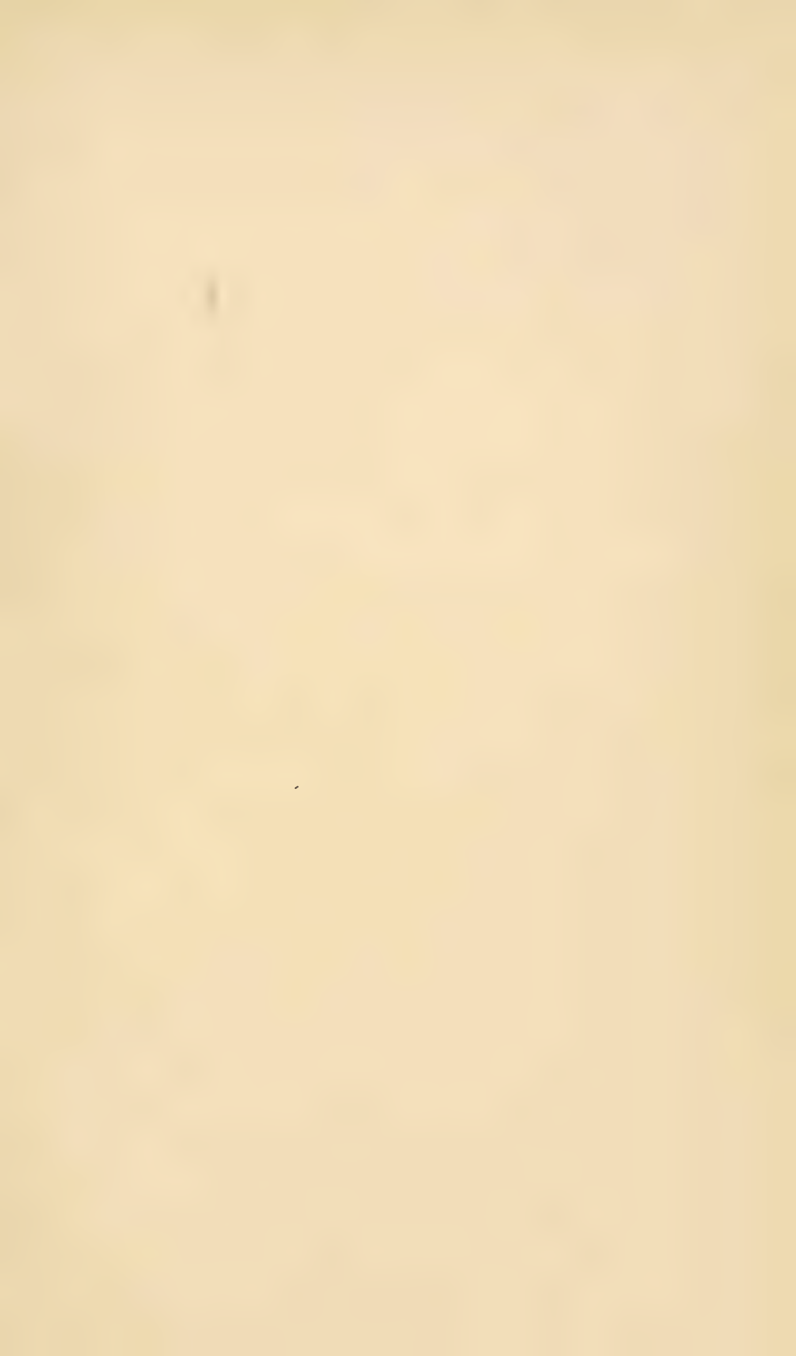
Davidoff gez.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



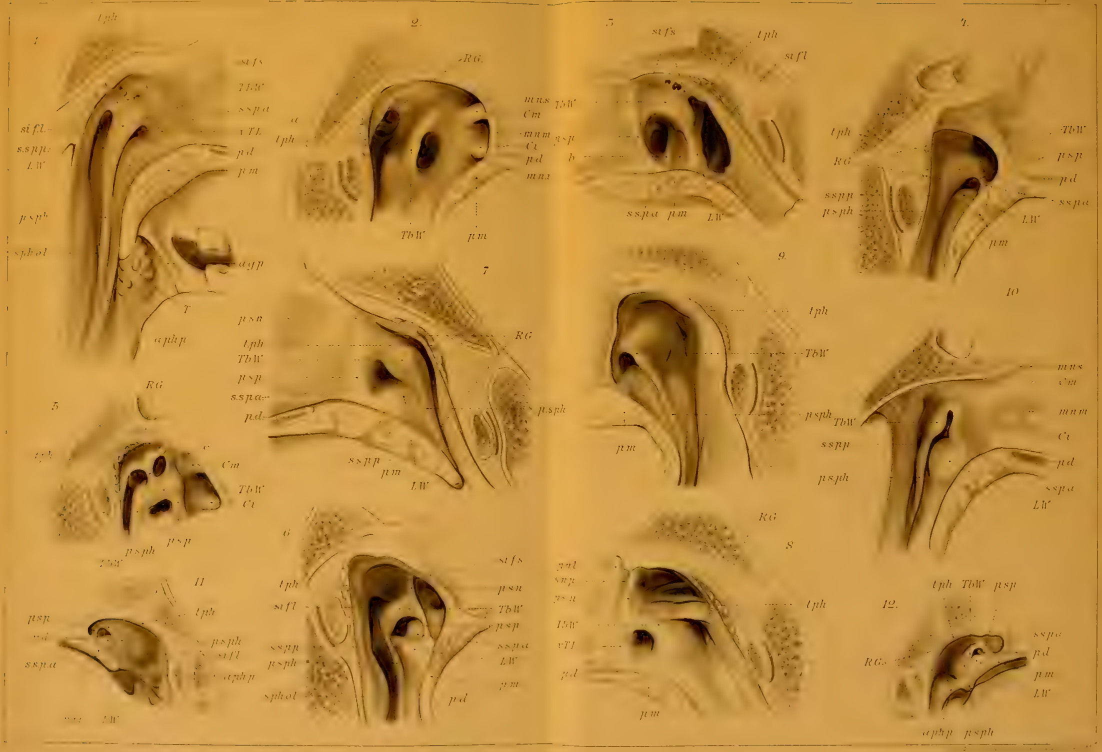

1.
2.
OSt.
GaL.
NS.
3.
PS.
OSt.
GaL.
USt.
PS.
USt.
4.
GaL.
OSt.
USt.



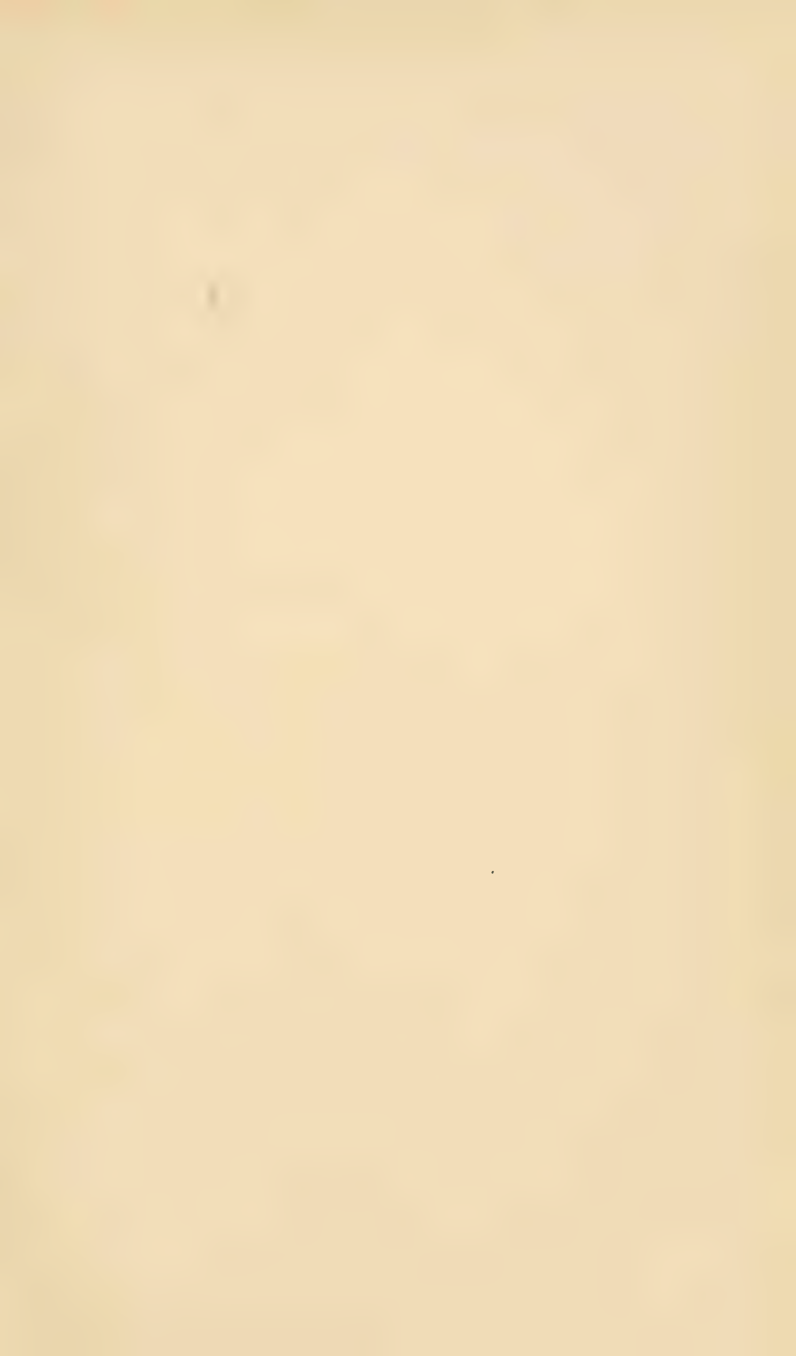




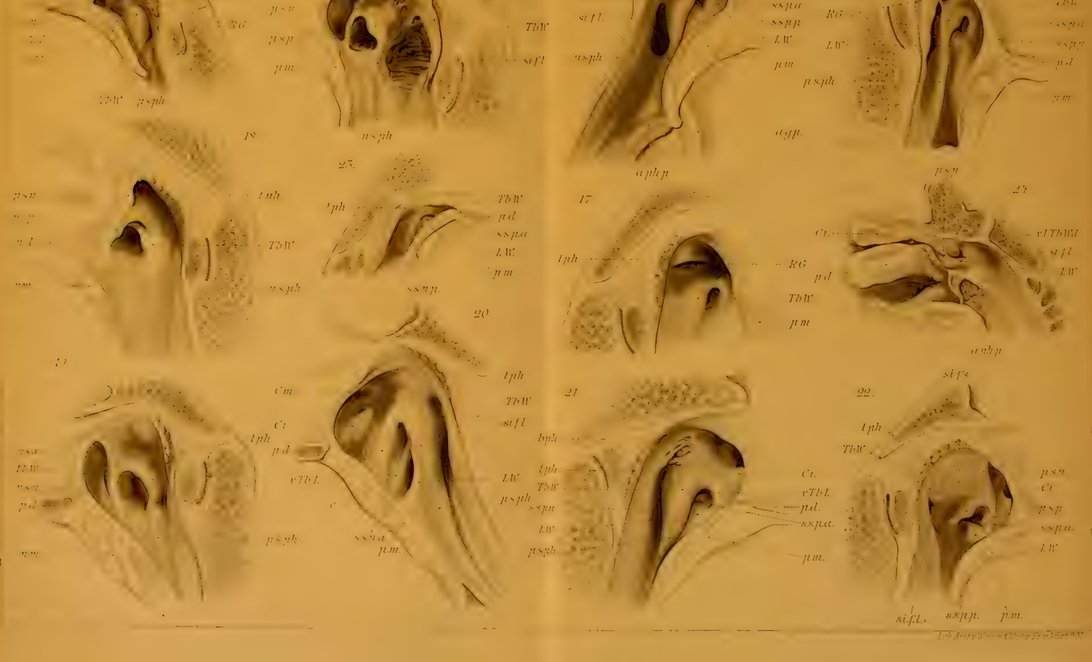



1.
tph
si fs
si fl.
s.sp.p.
LW
vTL
p.d
p.m
psph
sph.ol
agp
T
psn
aphp
2.
RG.
a
tph
mns
Cm
mnm
Ci
p.d
mni
TbW
p.m
3.
si fs
tph
si fl
TbW
psp
b
ss.p.a
p.m
LW
4.
tph
RG
TbW
psp
p.d
sspp
psph
sspa
LW
p.m
5
RG
Cm
TbW
Ci
psp
psph
6
si fs
tph
si fl
psn
TbW
psp
sspp
psph
sspa
LW
sph.ol
p.d
7
tph
TbW
psp
s.sp.a
p.d.
RG
p.sph
sspp
p.m
LW
8
RG
tph
TbW
p.d
p.m
9.
tph
TbW
psph
p.m
10
mns
Cm
mnm
TbW
Ci
sspp
p.d
psph
sspa
LW
11
tph
psp
s.sp.a
psph
aphp
LW
12.
tph
TbW
psp
sspa
p.d
RG.
p.m
LW
aphp
psph

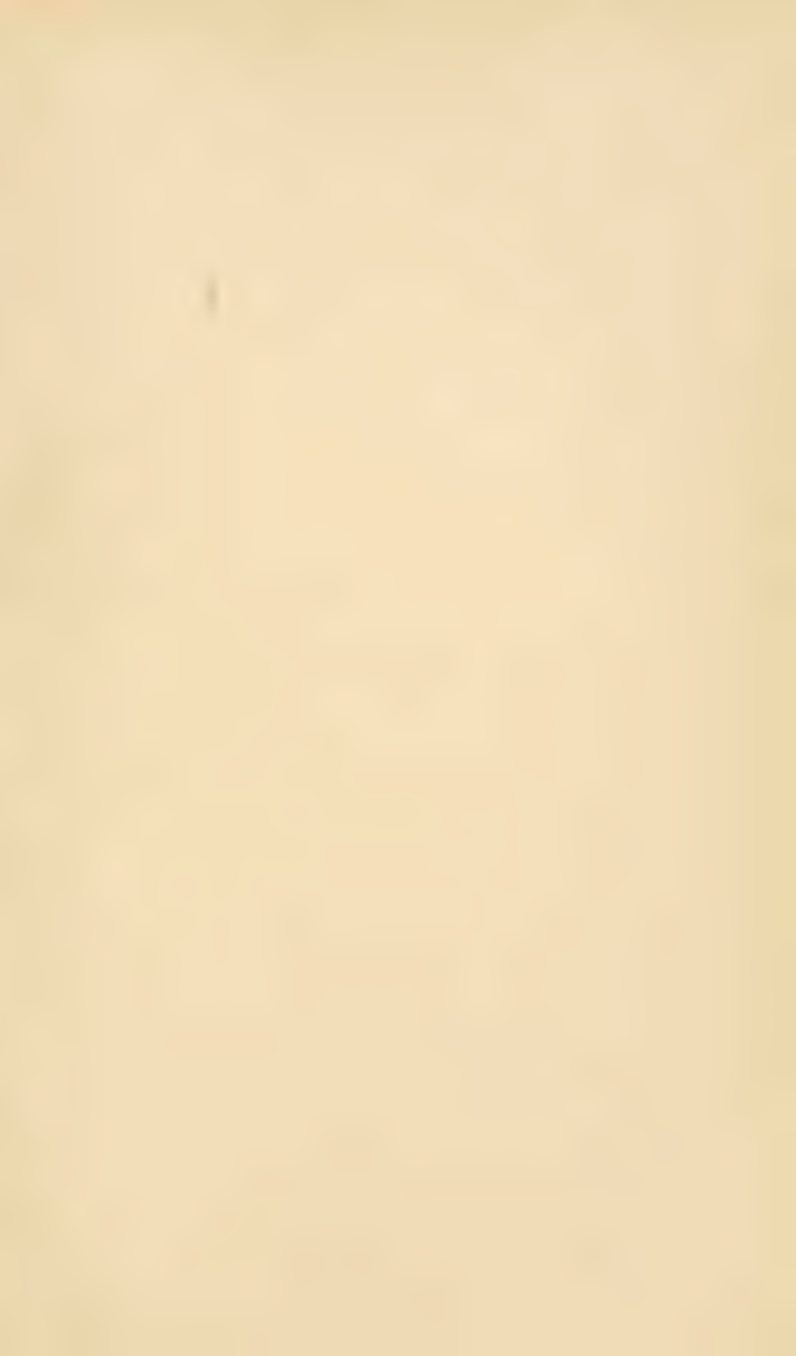




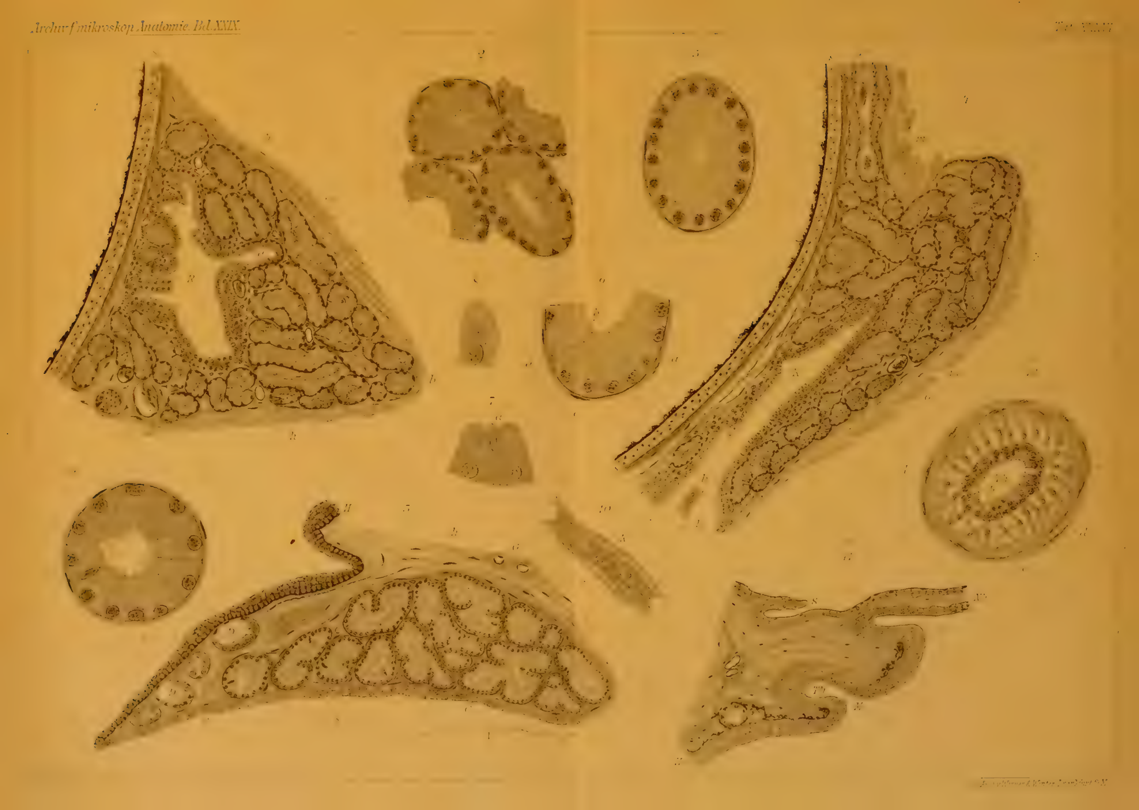




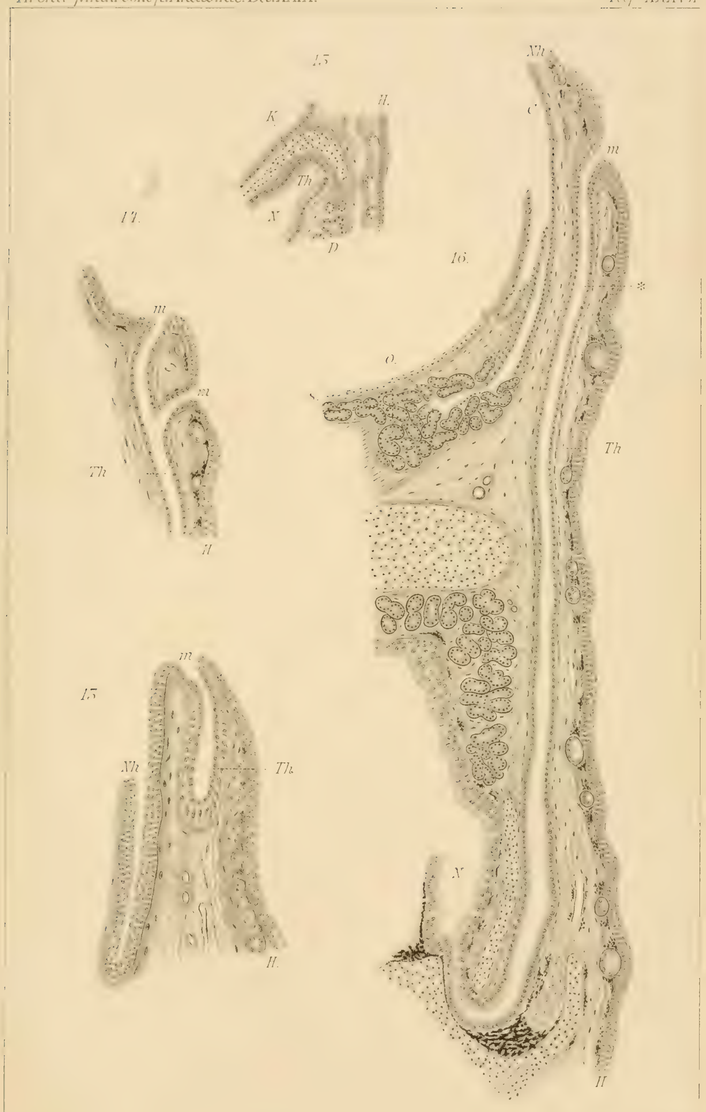










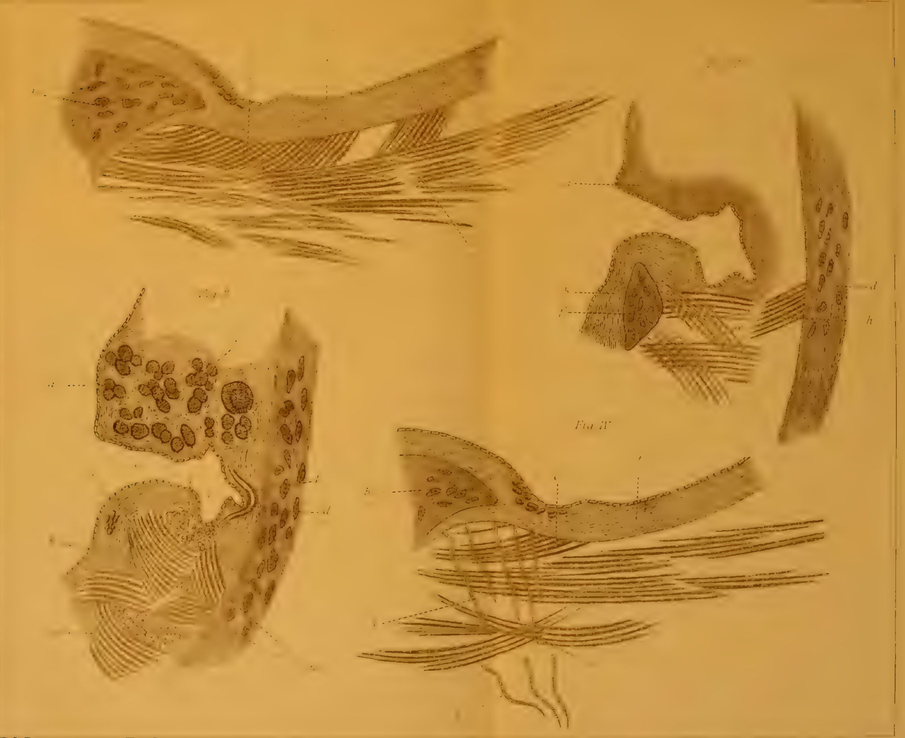

13
K
H.
Th
N
D
14.
m
m
Th
H
16.
Nh
C
m
*
O.
S.
Th
N
H
15
m
Nh
Th.
H.



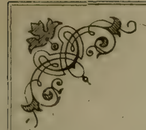
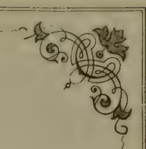


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.




Fig. IV
d
h
d



Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Neunundzwanzigster Band.

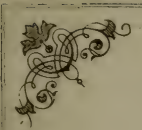
Erstes Heft.

Mit 9 Tafeln.

Bonn
Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)
1887.




Ausgegeben 1. Februar 1887.




Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

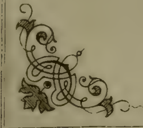
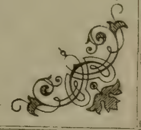
W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Neunundzwanzigster Band.

Zweites Heft.

Mit 11 Tafeln.

Bonn

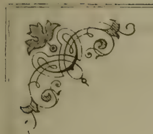
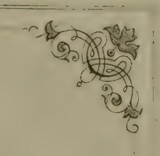
Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)

1887.

Ausgegeben 27. Februar 1887.

Inhalt.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Neunundzwanzigster Band.

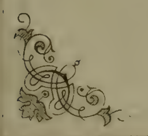
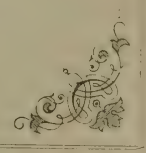
Drittes Heft.

Mit 7 Tafeln und 1 Holzschnitt.

Bonn

Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)

1887.

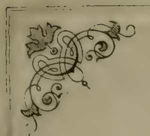
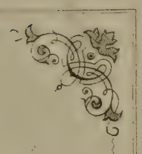



Ausgegeben 16. April 1887.

Inhalt.



Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

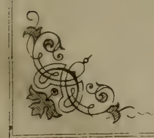
Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Neunundzwanzigster Band.

Viertes Heft.

Mit 12 Tafeln.

Bonn
Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)
1887.




Ausgegeben 8. Juni 1887.

Inhalt.

Deutsche Naturforscherversammlung.

Die 60. Versammlung **Deutscher Naturforscher und Aerzte** findet vom 18. bis 24. September 1887 im schönen **Wiesbaden** statt. Die Geschäftsführung liegt bekanntlich in den bewährten Händen der Herren Geh. Rath Professor Dr. R. Fresenius und Sanitätsrath Dr. Arnold Pagenstecher. Mit der Versammlung wird eine **Fachausstellung** verbunden werden, in der **Neues** und **besonders Vollendetes** von Apparaten, Instrumenten, Hilfsmitteln und Präparaten in jeder der untenerwähnten Gruppen gezeigt werden soll. — Die Aussteller werden weder Platzmiethe noch Beisteuer irgend einer Art zu leisten haben, und es darf eine der Versammlung würdige, die **neuesten** Fortschritte repräsentirende Ausstellung erwartet werden. —

Anfragen sind an den Vorsitzenden des Ausstellungs-Comités, Herrn Dreyfus, 44 Frankfurterstrasse, Wiesbaden zu richten.

Folgende Gruppen sind in Aussicht genommen:

1. Chemie,
2. Physik mit besonderer Abtheilung für Mikrologie,
3. Naturwissenschaftlicher Unterricht,
4. Geographie,
5. Wissenschaftliche Reiseausrüstung,
6. Photographie,
7. Anthropologie,
8. Biologie und Physiologie,
9. Hygiene,
10. Ophthalmologie,
11. Laryngologie, Rhinologie und Otiatrie,
12. Elektro-Therapie und Neurologie,
13. Gynäkologie,
14. Chirurgie,
15. Militär-Sanitätswesen,
16. Orthopädie,
17. Zahnlehre und Zahnheilkunde,
18. Pharmacie und Pharmakologie.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.





